

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ES SCIENCES NATURELLES

Présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE PARIS

par

Monsieur François BLONDON

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES

Sujet de la Thèse : "FACTEURS EXTERNES ET DETERMINISME FLORAL D'UN
CLONE DE DACTYLIS GLOMERATA L."

soutenue le 4 novembre 1968 devant la Commission d'Examen

MM. CHOUARD Président

ULRICH
GARNIER
DEMARLY

} Examinateurs

THÈSE
DE DOCTORAT D'ÉTAT ES SCIENCES NATURELLES

Présentée

**A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE PARIS**

par

Monsieur François BLONDON

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES

**Sujet de la Thèse : "FACTEURS EXTERNES ET DETERMINISME FLORAL D'UN
CLONE DE DACTYLIS GLOMERATA L."**

soutenue le 4 novembre 1968 devant la Commission d'Examen

MM. CHOUARD Président

ULRICH
GARNIER
DEMARLY

} Examineurs



RESUME. - Le matériel d'expérimentation est obtenu par l'isolement de talles d'aspect semblable à partir de touffes d'un clone. Chaque talle est maintenue unique, au cours de sa croissance, par l'utilisation d'une technique originale : "la culture monotalle". L'analyse de l'action de divers facteurs du milieu, effectuée au Phytotron, montre qu'une seule condition convenablement choisie (par exemple 17°C sous 16 h d'éclairement de 14.000 lux) permet d'obtenir la floraison de ce clone de *Dactyle*. Cependant, la réalisation de deux processus successifs, l'induction primaire ou préparatoire et l'induction secondaire ou d'expression florale, est nécessaire pour obtenir la floraison.

Ces deux processus sont analysés. L'induction primaire est provoquée par une interaction de facteurs externes : la température, la photopériode et la valeur de l'éclairement. La vernalisation est un cas particulier de cette induction primaire car l'action des basses températures est d'abaisser les valeurs limites des autres facteurs. L'induction secondaire est essentiellement sous contrôle photopériodique (phytochrome).

Un mécanisme théorique d'action des facteurs externes est proposé. En conséquence, par un dosage approprié des facteurs inductifs considérés, il est possible d'imaginer les différents traitements permettant, par exemple, d'interrompre le déroulement de la floraison au sein d'une inflorescence plus ou moins évoluée. L'expérience vérifie la validité de ce mécanisme et permet de la préciser. Il est ainsi possible d'obtenir d'une manière homogène et reproductible tous les types de tératogénèse florale.

SUMMARY. - EXTERNAL FACTORS AND FLORAL DETERMINATION OF CLONE OF DACTYLIS GLOMERATA L.

The plants to be experimented are obtained by isolating very similar tillers from tufts of one clone. Each tiller is kept unique during growth by using an original technique : "monotiller culture". The analysis of actions of the various factors of environment is achieved in the Phytotron, and demonstrates that only one condition suitably chosen (for instance 17°C, 16 h of lighting, 1.400 ft.c.) allows to obtain flowering of the clone of Dactylis glomerata (Cocks-

foot). Nevertheless, the achievement of two successive processes, primary or preparatory induction and secondary induction or induction of the floral expression, is necessary to obtain flowering.

The two processes are analysed. Primary induction is provoked by an interaction of external factors : temperature, photoperiod and light intensity. Vernalization is a particular case of such a primary induction because the action of cool temperatures lowers the limit values of other factors. Secondary induction is mainly controlled by the photoperiod (phytochrome).

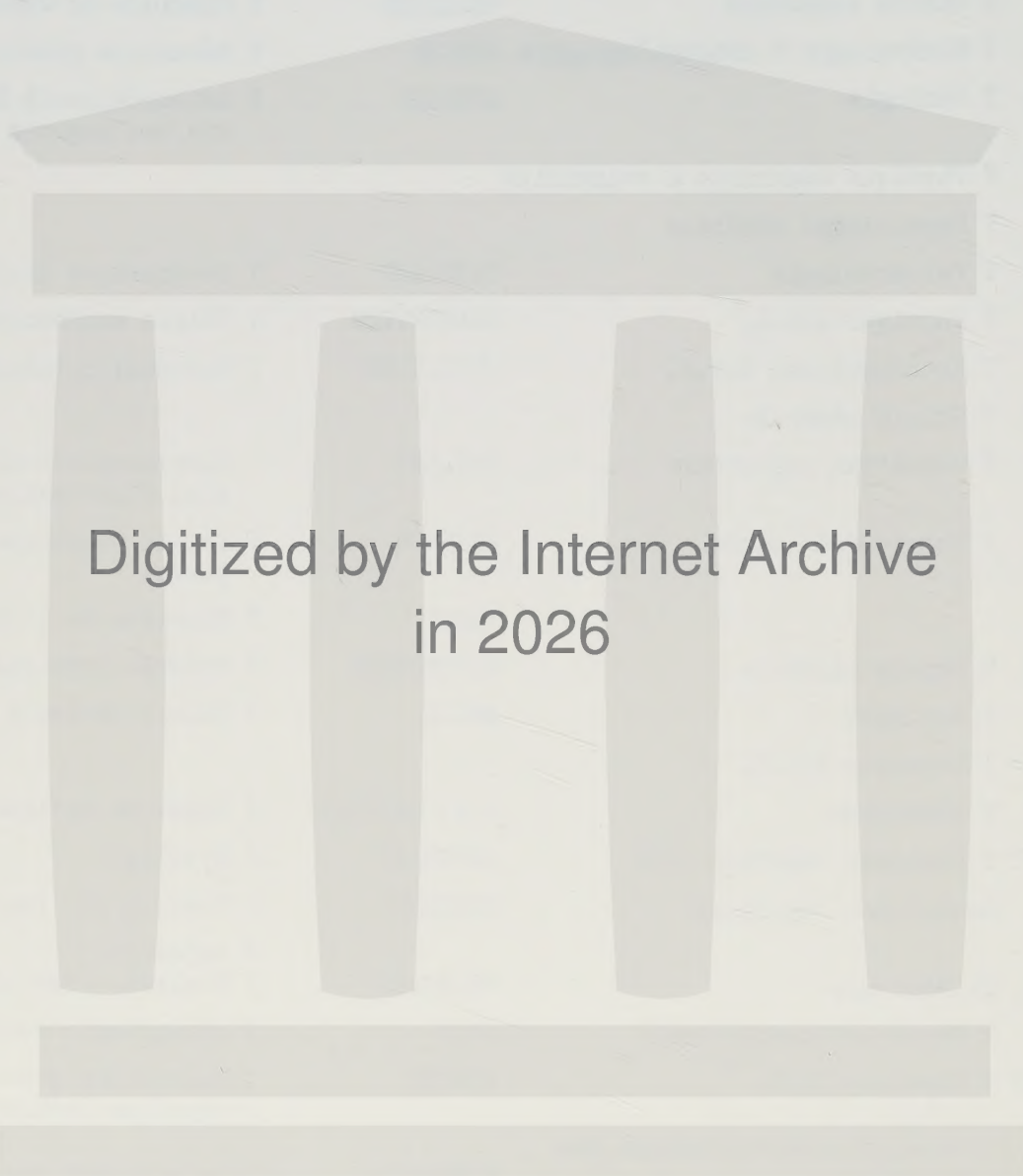
A theoretical mechanism of action of the external factors is proposed. Consequently, with a appropriate evaluation of these inductive factors, it is possible to imagine the different treatments capable, for instance, of interrupting the development of flowering in a more or less advanced inflorescence. Experiments confirm the reliability of the proposed mechanism and allow to define precisely this mechanism. By these processes, we can obtain, in a homogenous and reproducible way, all types of floral teratogenesis.

UNIVERSITE DE PARIS
FACULTE DES SCIENCES DE PARIS
 PROFESSEURS

JANVIER 1967

Le Doyen M. ZAMANSKY

GRASSE	T Evolution des êtres organisés	Mlle CAUCHOIS	T Chimie Physique
PREVOST	T Chimie organique	THELLIER	T Physique du Globe
WYART	T Minéralogie & cristallographie	PONCIN	T Mécanique générale
TEISSIER	T Zoologie	DUBREIL	T Arithmétique & Théorie des nombres
AUGER	T Physique quantique & relativité		
MONNIER	T Physiologie générale		
PIVETEAU	T Paléontologie	CAGNIARD	T Géophysique appliquée
ROCARD	T Physique E.N.S.	CHAMPETIER	T Chimie macromoléculaire
CARTAN	T Mathématiques E.N.S.	CUVILLIER	T Micropaléontologie
LAFFITTE	T Chimie générale		
N L.....	T Géométrie supérieure	TRILLAT	Microscopie & diffraction électronique
COULOMB	T Physique du globe	WIEMANN	T Chimie organique & structurale
		VASSY	T Physique de l'atmosphère
CHRETIEN	T Chimie minérale	DESTOUCHES	T Théorie physique
BOCQUET	T Zoologie	AMIEL	T Chimie générale
KASTLER	T Physique E.N.S.		
EPHRUSSI	T Génétique	J.P. MATHIEU	T Physique optique
GAUTHERET	T Biologie végétale CPEM	COUTEAUX	T Cytologie
LUCAS R.	Recherches physiques	CHOQUET	T Théorie des fonctions & topologie
THOMAS A.	T. Biologie	FELDMANN	T Biologie végétale marine
MORAND	T Physique enseignement	JOST	T Physiologie comparée
SOLEILLET	T Physique CPEM	FORTET	T Calcul des probabilités & physique mathématiques
FORTIER	T Mécanique expérimentale des fluides	SCHWARTZ	T Calcul différentiel & intégral
DRACH	T Biologie maritime	ZHOUARD	T Physiologie végétale
QUENEY	T Météorologie & dynamique de l'atmosphère	MALAVARD	T Aviation (technique aéronautique)
GALLIEN	T Embryologie	BRELOT	T Analyse supérieure



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549932_0044

EICHHORN	T Botanique	NORMANT	T Synthèse organique
BENARD	T Chimie appliquée	YVON	T Théories physiques
DUGUE	T Statistique mathématique	COTTE	T Physique électricité
SOULAIRAC	T Psychophysiologie	DUBOIS J.E.	T Chimie organique physique
ULRICH	T Physiologie végétale appliquée	LAMOTTE	T Zoologie E.N.S.
KIRRMANN	T Théories chimiques	OLMER	T Energétique générale
CHADEFAUD	T Botanique	GAUTHIER	T Mécanique appliquée
Mlle LE BRETON	T Physiologie de la nutrition	BARCHEWITZ	T Chimie physique
LELONG	T Application de l'analyse à la géométrie	BROSSEL	T Physique atomique
DEVILLERS	T Anatomie comparée	BUSER	T Physiologie comparée
EHRESMANN	T Topologie algébrique	CAMUS	T Physiologie végétale
FRANÇON	T Physique SPCN	CURIEN	T Minéralogie & cristallographie
GLANCEAUD	T Géographie physique, géologie dynamique	POSSOMPES	T Zoologie
GODEMENT	T Mathématiques MGP	PULLMANN	T Chimie quantique
PISOT	T Technique mathématiques de la physique	TEILLAC	T Physique nucléaire & radioactivité
ROCH	T Géologie	VILLE	T Econométrie
SCHATZMANN	T Astrophysique	FREYMAN	T Recherches physiques
TERMIER	T Géologie générale	ROLLET	T Chimie minérale
ZAMANSKY	T Mathématiques générales	Mlle JOSIEN	T Chimie SPCN
LENNUIER	T Physique M.G.P.	CHEVALLEY	T Géométrie algébriques & théorie des groupes
ROUTHIER	T Géologie appliquée	GERMAIN	T Mécan. Théo. des fluides
Mme TONNELAT	T Physique théorique	LUCAS G.	T Géologie
DIXMIER	T Mathématiques M.P.C.	ALLARD	T Chimie physique
SOUCHAY	T Chimie générale	BERTHELOT	T Physique des particules fondamentales
AIGRAIN	T Electrotechnique	BRICARD	T Météorologie
BRUSSET	T Chimie systématique	Mme ALBE-FESSARD	T Psycho-physiologie
LEVY	T Physique théorique des hautes énergies	M. JULIA	T Etude des molécules naturelles complexes
Mme CHAIX	T Chimie biologique	MAGAT	T Physico-chimie des rayonnements
Mme HUREL PY	T Biologie végétale CPEM	MONOD	T Chimie du métabolisme
PANNETIER	T Chimie générale I		

BRUN	T Mécanique des fluides I	DE POSSEL	T Analyse numérique
Mme DUBREIL	T Mathématiques (Agrégation)	CHARLOT	T Chimie analytique
Mme LELONG	T Mathématiques II E.N.S.	CHATELET	T Chimie CPEM
BELLAIR	T Géologie S.P.C.N.	MATTLER	T Physique SPCN
BOUSSIÈRES	T Radiochimie	AUBOUIN	T Géologie
Mme COUTURE	T Thermodynamique & mécanique	Mme BENOIT-GUEUTAL	T Physique nucléaire & radioactivité
FRANC	BIOLOGIE animale CPEM	BOUGIS	Biologie végétale marine Villefranche s/mer
SCHNELL	T Botanique tropicale		
STOLKOWSKI	T Physiologie générale	RIGAUDY	T Chimie SPCN
ACHER	T Chimie biologique	COLLONGUES	T Chimie appliquée
BAUDOIN	T Biologie animale CPEM	DUBERT	Biochimie
BEAUMONT	Biologie animale SPCN	NOZIERES	T Physique fondamentale
BLAMONT	Géophysique ionosphère	CADIOT	Chimie organique
BOUREAU	T Botanique	IVANOFF	T Océanographie physique
CURIE D.	Physique MGP	FRANÇOIS	ZOOLOGIE
DURAND DELGA	T Géologie	TALBOT	Génie chimique
HELLER	T Physiologie végétale	Mme NOUGAREDE	Botanique
TORTRAT	T Calcul des probabilités	BRUHAT	T Mathématiques MPC
CAILLEUX	T Géologie SPCN	FOURNET	Electricité générale
MAGNAN	T Physique électricité	DEHEUVELS	T Mathématiques propédeuti- que
DAUDEL	T Mécanique ondulatoire	FURON	T Géologie SPCN
Mme CHOQUET	T Mécanique analytique & mé- canique céleste	Mme GANS	T Génétique
		GENEVES	Biologie végétale CPEM
		HUPE	T Pétrographie
		HOLLANDE	T Biologie générale
Mlle VEIL	T Physiologie générale	LIONS	T Analyse numérique
LWOFF	T Microbiologie	MAITTE	T Chimie organique
SIESTRUNCK	T Mécan. Phys. & expérimentale	NICOLAS	Géologie appliquée
CABANNES	T Mécanique théorique	PANIGEL	Biologie générale
CAIRE	T Géographie physique & géologie dynamique	RAVIER	T Pétrographie
COMOLET	T Mécanique des fluides	MOREL F	T Physiologie comparée
DELLOUE	T Physique de l'exosphère	ROSEAU	T Mécanique théorique des fluides
HOUILLON	T Biologie animale	ROUBINE	T Electronique E.S.E.
OLIVIER	T Anthropologie	SILBER	T Chimie CPEM
SAMUEL	T Mathématiques (ENS Jeunes filles)	UEBERSFELD	T Electronique

THIRM	T Mécanique céleste	HERVE	T Mathématiques
ABELES	T Physique SPCN	Mme PECKER-WIMEL	T Astrophysique
AMAT	T Thermodynamique		
BALKANSKI	Physique M.P.C.1	TAVERNIER	Physique PC
LE CORRE	T Electricité	DURAND Michel	Biologie animale SPCN
NATAF	T Physique nucléaire & radio-activité	PASCAUD	Physiologie
ECHALIER	Biologie animale CPEM	Mme PETIT	Biologie animale CPEM
BARRAUD	T Physique CPEM	CAGNAC	Electricité
DARS	Géologie structurale & appliquée	FALK-VAIRANT	Physique nucléaire
CAMEFORT	Botanique (agrégation)	KRASNER	T Mathématiques
VICHNIEWSKY	T Mécanique industrielle	BENZECRI	T Statistiques
SIGWALT	Chimie SPCN	VINH MAU	Physique M.G.P.
BLAQUIERE	Automatique	DUQUESNES	Physique CPEM
BARUCH	Physique propédeutique	SCHUTZENBERGER	T Programmation
ARNOUS	T Physique théorique	TREMILLON	Chimie MPC
SLONINSKI	Génétique	FAYARD	Chimie MPC
MALLIAVIN	T Mathématiques propédeutique	BUVET	Chimie CPEM
GAUDEMAR	Chimie propédeutique	AUTHIER	Minéralogie et cristallographie
BROUSSE	T Mécanique théorique	BOINEFILLE	Electrotechnique
ROSCH	T Astronomie	Mme PUISEUX DAO	Biologie végétale
GUY	T Physique expérimentale	BERGER	T Géométrie supérieure
LAZARD	T Mathématiques MPC	Mlle LIBERMANN	T Mathématiques
MOREL P.	Physique MPC	DEDONDER	T Biologie cellulaire
ARSAC	Programmation	DUFOUR	T Electronique I.U.T.
LEFEBVRE	T Chimie MPC	SCHAAL	Chimie CPEM
BOK	Physique fondamentale	BAUCHOT	Anatomie comparée
CHAPEVILLE	Biochimie	LANCE	BV CPEM
BENOIT	Physique CPEM	GIRAUD	Botanique E.N.S.
RIO	Chimie CPEM	HULIN	Physique P C
JAUZEIN	Géologie ENS	VIGIER	Génétique
PREVOST G.	Biologie cellulaire	GUERN	Biologie végétale
FAVARD P.	Biologie animale CPEM	SLODZIAN	Physique CPEM
Mme CHARNIAUX-COTTON	Evolution des êtres organisés	LACOMBE	Logique mathématique
Mlle FICINI	Chimie CPEM	TAVLITZKI	Biologie cellulaire
LEQUEUX	Astronomie	ARVIEU	Physique CPEM
COHEN TANNOUDJI	Physique atomique	TAXI	B.A. CPEM
		COLLENOT	B.A. CPEM
		BASSELIER	Chimie propédeutique
		BADOUAL	Electronique I.U.T.

LE SECRETAIRE GENERAL,

R. POUILLAIN

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION.....	11
GLOSSAIRE.....	14
HISTORIQUE.....	17
I - Facteurs externes provoquant la floraison du <u>Dactylis</u> <u>glomerata</u>	17
a) Méthodes de travail.....	17
b) Résultats.....	18
II - Proliférations végétatives dans l'inflorescence de quelques graminées.....	21
a) Le problème.....	21
b) Les travaux expérimentaux.....	21
MATERIEL ET TECHNIQUES.....	23
I - Le matériel : un clone.....	23
a) Choix d'un clone.....	23
b) Croissance et multiplication de ce clone.....	25
II - Techniques expérimentales.....	26
a) Portion de clone utilisée.....	26
b) Maîtrise de l'environnement.....	29
c) Méthodologie expérimentale.....	31
CHAPITRE I - LA FLORAISON CONSIDEREE COMME UN PHENOMENE UNIQUE.....	38
I - Variation d'un facteur les autres restant constants.....	38
a) Action de la température.....	39
b) Action de la longueur du jour.....	42
c) Action de la valeur de l'éclairement.....	43
d) Action de la nutrition minérale.....	46
e) Conclusion.....	50
II - Variation indépendante de deux facteurs.....	51
a) Action de la température et de la longueur du jour.....	51
b) Action de la température et de la valeur de l'éclairement.....	54
III - Conclusion.....	55

CHAPITRE II - LA FLORAISON RESULTAT DE DEUX PROCESSUS DISTINCTS : L'INDUCTION PRIMAIRE ET L'INDUCTION SECONDAIRE.....	58
I - Mise en évidence de deux processus distincts pour la floraison à 17°C.....	58
II - Facteurs externes permettant la réalisation de l'induction secondaire.....	61
a) Action de la température et de la longueur du jour.....	61
b) Action de la température et de la valeur de l'éclairement	62
c) Conclusion.....	63
III - Facteurs externes permettant l'acquisition de l'induction primaire.....	63
a) Action sur l'induction primaire de diverses durées de températures froides et fraîches à différentes photo- périodes.....	64
b) Action sur l'induction primaire de différentes durées de températures tiède et chaude en jours courts.....	66
c) Conclusion.....	68
IV - Mécanisme de la floraison....	68
CHAPITRE III - ESSAIS D'INTERPRETATION DU MODE D'ACTION DES FACTEURS EXTERNES.....	72
I - Action de lumières complémentaires après la période trophique.....	72
a) Action sur la floraison considérée comme un phénomène unique.....	72
b) Action sur l'induction secondaire.....	74
c) Action sur l'induction primaire.....	75
d) Conclusion.....	75
II - Action des températures élevées.....	76
III - Action de l'acide gibbéréllique	77
a) Essais de remplacement de l'induction secondaire.....	77
b) Essais de remplacement de l'induction primaire.....	78

CHAPITRE IV - OBTENTION DU RETOUR AU FONCTIONNEMENT VEGETATIF DE L'APEX INFLORESCENTIEL A DIVERS STADES DE SON DEVELOPPEMENT.....	79
I - Classification des différents types d'inflorescences anor- males obtenues.....	79
II - Action sur l'induction primaire.....	81
a) Longue durée d'action à une valeur limite, de facteurs agissant sur l'induction primaire.....	81
b) Interruption de l'induction primaire.....	82
c) Conclusion.....	82
III - Action sur l'induction secondaire.....	83
a) Longue durée d'action d'une photopériode limite.....	83
b) Interruption de l'induction secondaire.....	84
c) Conclusion.....	85
DISCUSSION.....	86
I - Un matériel original : la monotalle.....	86
II - La monotalle comparée à la talle dans la touffe.....	87
III - La vernalisation : cas particulier de l'induction primaire..	88
IV - L'apex initié des Graminées : son retour possible à un fonctionnement végétatif.. ..	91
V - Dissociation expérimentale de l'élongation caulinaire et du développement floral.....	93
RESUME.....	94
BIBLIOGRAPHIE.....	97

INTRODUCTION

L'étude de l'action des facteurs externes déterminant la mise à fleur d'une plante nécessite, pour être rigoureusement conduite, la maîtrise des facteurs de l'environnement et l'utilisation d'un matériel végétal dont les divers individus sont aussi semblables que possible. Les résultats essentiels concernant l'action des facteurs externes sur la mise à fleur ont été obtenus en utilisant un contrôle approximatif de l'environnement : serres et chambres froides. Le rôle capital de deux facteurs : longueur du jour et température a été mis en évidence ; celui des autres facteurs externes mal ou non contrôlés, paraissait négligeable. Cette conclusion est satisfaisante pour de nombreuses plantes, mais se révèle insuffisante pour un certain nombre d'autres, surtout lorsque l'on essaie d'approfondir l'étude du mécanisme de la floraison. L'utilisation du Phytotron du C.N.R.S., à Gif-sur-Yvette, permet d'obtenir le meilleur contrôle, actuellement existant, des facteurs externes. Aussi, dans de telles conditions de travail, le chercheur doit faire porter tous ses efforts sur l'amélioration de l'homogénéité du matériel. Déjà, en 1872, DE CANDOLLE attirait très spécialement l'attention sur ce point : "si l'on compare deux boutures prises sur un même arbre ou deux bourgeons, ou à plus forte raison deux graines sorties d'une même capsule, on n'est jamais certain de l'identité".

Dans une première étape, thèse de Docteur-Ingénieur, nous avons déterminé pour des cultivars de Lolium et de Dactyle la variation de réponse des différents individus soumis aux mêmes facteurs externes, ces derniers étant d'ailleurs plus ou moins bien contrôlés : semis échelonnés en champ puis conditions classiques de culture : serre et chambre froide. Avec ces installations il est possible d'obtenir rapidement la floraison des Lolium car les interactions entre facteurs externes agissant sur la mise à fleur sont faibles et les cultivars sont homogènes. Il n'en est pas de même pour le Dactyle dont la floraison est très difficile à maîtriser en raison d'interactions importantes entre les facteurs externes qui la provoquent et de l'hétérogénéité à l'intérieur des cultivars. Ainsi en serre classique et chambre froide, seules de longues durées de jours courts et de températures basses, exigences en général supérieures à celles des Dactyles fleurissant dans la nature, permettent la floraison de ces plantes après retour en jours longs (BLONDON, 1962).

Dans une seconde étape, correspondant au travail que nous exposons ici, nous avons tenté de résoudre les problèmes posés par la floraison du Dactyle en maîtrisant le matériel et les facteurs externes. Un clone a été sélectionné pour son exigence moyenne de vernalisation, dans les conditions classiques de culture : serre et chambre froide. Le matériel expérimenté est rendu, au cours des recherches au Phytotron, de plus en plus simple et homogène. Il correspond successivement à des fragments de ce clone contenant de nombreuses talles, à des pousses isolées que l'on laisse croître normalement c'est-à-dire taller puis à l'unité la plus simple "la monotalle". Celle-ci est obtenue à partir de la pousse isolée en supprimant systématiquement au cours de l'expérience la feuille inférieure ainsi que son bourgeon axillaire dès que celui-ci apparaît hors de la gaine foliaire. La talle possède alors toujours 4 à 5 feuilles visibles extérieurement. Cette technique améliore l'homogénéité et accélère la floraison, dont elle simplifie, par ailleurs, l'observation et l'interprétation. Nous avons disposé, grâce à la mise en service du Phytotron, du "contrôle" rigoureux des facteurs : température, éclairage en composition, intensité et durée, humidité relative de l'air, nutrition minérale.

Actuellement, par un simple jeu de facteurs externes, nous pouvons agir rapidement d'une façon homogène et reproductible sur ce clone de Dactyle dans un sens floral ou végétatif. Bien souvent, au cours de nos recherches, il nous a semblé impossible d'y parvenir. Pendant notre première année de recherche, malgré de nombreuses combinaisons de traitements photopériodiques et vernalisants, le Dactyle ne fleurissait pas en serre et chambre froide. L'I.N.R.A. qui ne s'était pas préoccupé de cette question recommença, à notre demande, ce type d'expérience, mais sans résultat.

La connaissance des interactions de facteurs externes intervenant pour déclencher les diverses étapes de la mise à fleur de ce clone de Dactyle s'intègre dans l'ensemble des recherches sur le déterminisme de la floraison mais il devrait être possible de se servir du schéma établi pour accélérer considérablement les générations donc l'obtention de nouveaux cultivars. Ainsi cette "découverte" une fois réalisée, son application quoique n'étant pas de notre compétence, serait rapide. Cette optique explique nos échanges d'idées avec les chercheurs de l'I.N.R.A. depuis le début de nos recherches et les travaux récemment entrepris en collaboration.

Les résultats contenus dans notre thèse de Docteur-Ingénieur (1962) ont permis à l'I.N.R.A. d'accélérer les générations de Lolium, d'inclure dans leurs étapes du développement le stade double-ride, créé par les auteurs anglo-saxons, et de ne plus considérer la longueur de la tige comme liée obligatoirement à la réalisation d'un stade du développement chez le Ray-grass et le Dactyle (MANSAT, 1965).

Que notre maître, Monsieur le Professeur CHOUARD, veuille trouver ici l'expression de notre très vive gratitude et de notre respectueux attachement. L'intérêt qu'il a porté à notre travail en nous faisant profiter de sa grande expérience et la sympathie qu'il nous a toujours témoignée ont été pour nous le meilleur encouragement. Nous le remercions également d'avoir bien voulu nous faire l'honneur de présider le jury de cette thèse.

Nos remerciements s'adressent aussi à Monsieur le Professeur ULRICH, notre parrain au C.N.R.S., qui a accepté, avec une grande obligeance, de juger notre travail.

C'est pour son précieux enseignement dont nous avons profité à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Nancy et son soutien actif que nous exprimons à Monsieur le Professeur GARNIER une grande reconnaissance.

Que Monsieur DEMARLY, Directeur de Recherche à l'I.N.R.A., soit tout spécialement remercié pour sa conception unitaire des problèmes, et d'avoir accepté de faire partie du jury.

GLOSSAIRE⁽¹⁾

- Age juvénile. Période pendant laquelle la jeune plante est insensible à l'action des facteurs externes provoquant sa floraison.
- Apex. Pôle terminal de la tige.
- Apex inflorescentiel. Apex dont l'initiation florale est réalisée.
- Apex initié. Synonyme d'apex inflorescentiel.
- Apex morphologiquement végétatif. Apex qui présente uniquement des ébauches foliaires à l'observation au microscope.
- Cultivar. Désigne les taxa de rang inférieur (obtenues par sélection) chez les plantes cultivées.
- Déterminisme. Ensemble des conditions externes et internes provoquant un phénomène biologique.
- Développement floral. Evolution de l'apex de son initiation à la production de semence.
- Dyspériode. Période relative d'éclairement et d'obscurité, par cycle de 24 h, ne permettant pas, à une température déterminée, la réalisation de l'induction secondaire.
- Epiaison. Début d'apparition de l'inflorescence hors de la gaine de la dernière feuille.
- Floraison. 1) sens étroit. Apparition de fleurs visibles extérieurement.
2) sens large. Transformations successives conduisant d'un méristème purement végétatif à la formation de fleurs visibles extérieurement.
- Induction. Ce terme désigne suivant les auteurs soit ce que nous appelons l'induction primaire soit les inductions primaire et secondaire.

⁽¹⁾ Ici sont définis les termes nouveaux ou ceux dont la signification peut prêter à confusion.

Induction primaire. Processus dont le résultat est l'acquisition de l'aptitude à fleurir par la plante. Ce processus, de nature vraisemblablement biochimique, est commandé par une interaction de facteurs externes. Aucune transformation morphologique de l'apex ne traduit l'accomplissement de ce phénomène.

Induction secondaire. Processus, essentiellement commandé par le photopériodisme, qui provoque et entretient la différenciation morphologique de l'inflorescence.

Initiation. Premier signe morphologique d'une différenciation florale de l'apex qui devient alors initié ou inflorescentiel. Chez les Graminées ce stade est caractérisé par l'apparition de "double-ride".

Longueur du jour. Durée de la période d'éclairement par cycle de 24 h. Synonyme de photopériode.

Maturité de floraison. Fin de l'âge juvénile.

Mise à fleur. Transformations successives conduisant d'un méristème purement végétatif à la formation des ébauches florales. Synonyme de floraison au sens large.

Monotalle. Talle isolée maintenue unique.

Période trophique. Durée d'éclairement intense par cycle de 24 h permettant d'assurer à la plante une photosynthèse suffisante à une croissance normale.

Photopériode. Durée de la période d'éclairement par cycle de 24 h. Synonyme : longueur du jour.

Photopériode critique. Valeur seuil de la photopériode permettant encore, à une température déterminée, l'accomplissement de l'induction secondaire.

Polytalle. Talle isolée que l'on laisse croître normalement c'est-à-dire taller au cours de l'expérience.

Vernalisation. Acquisition de l'aptitude à fleurir par l'action des températures basses. Le mot désigne aussi bien la transformation du végétal que le processus qui assure cette transformation.

Vivipares. Se dit des plantes qui produisent sur leurs inflorescences des talles végétatives.

SYMBOLES UTILISES POUR LES EXPERIENCES AU PHYTOTRON.

9 h : 9 h d'éclairement de valeur constante et 15 h d'obscurité par cycle de 24 h.

16 h : 16 h d'éclairement de valeur constante et 8 h d'obscurité par cycle de 24 h.

24 h : Eclairement continu de valeur constante.

9 + 15 : 9 h d'éclairement intense ($106.400 \text{ ergs/cm}^2/\text{s}$) prolongé par 15 h de lumière incandescente de faible intensité ($12.700 \text{ ergs/cm}^2/\text{s}$) pour un cycle de 24 h.

9 + R : 9 h d'éclairement intense ($106.400 \text{ ergs/cm}^2/\text{s}$) avec interruption, en son milieu, de la période d'obscurité par une heure de rouge clair ($760 \text{ ergs/cm}^2/\text{s}$) pour un cycle de 24 h.

HISTORIQUE

Les nombreuses études faites sur les facteurs externes responsables de la floraison du Dactylis glomerata conduisent souvent à des résultats différents car les auteurs n'utilisent pas les mêmes méthodes de travail ; cependant un certain nombre de résultats peuvent être dégagés. D'autre part il n'existe pratiquement pas d'étude sur les possibilités de provoquer le retour partiel ou total de l'inflorescence à l'état végétatif chez le Dactyle ; c'est pourquoi nous examinerons certaines expériences réalisées sur d'autres Graminées. Différentes mises au point sur le problème de la floraison des Graminées prairiales ont été faites (BLONDON, 1961 et 1965 ; COOPER et CALDER, 1964).

I - FACTEURS EXTERNES PROVOQUANT LA FLORAI- SON DU DACTYLIS GLOMERATA.

a) Méthodes de travail.

1. La matériel expérimenté.

Il est constitué soit par des cultivars plus ou moins homogènes génétiquement en raison de l'allogamie et de la tétraploïdie du Dactyle soit par des clones dont on ignore d'ailleurs bien souvent les conditions auxquelles ils ont été soumis dans la nature avant leur prélèvement et toujours l'importance quantitative des touffes mises en expérience.

2. La précision du contrôle de l'environnement.

Un certain contrôle de l'environnement est assuré soit par des semis ou repiquages échelonnés au champ soit par des serres classiques et des chambres froides. Ainsi, la valeur de l'éclairement varie avec le lieu, la saison, l'année et son augmentation s'accompagne d'une élévation de température.

La température moyenne au cours de l'expérience est donnée mais sans ses limites de variation (CALDER, 1963 et 1964).

Le degré hygrométrique de l'air est également variable et la nutrition minérale n'est pas contrôlée.

3. Les méthodes d'évaluation de la floraison.

Elles varient suivant les auteurs. Une des raisons de ces différences dans l'évaluation de la floraison est due au fait que chaque plante en expérience correspond à une population dynamique d'individus, les talles, dont le nombre n'est jamais précisé. LAMBERT (1967) a tenté, en conditions naturelles, d'étudier la floraison des différentes talles au sein d'une touffe. Cependant ce problème se révèle beaucoup trop complexe en raison des corrélations entre talles et d'un contrôle très approximatif de l'environnement.

La plupart des auteurs notent l'épiaison lorsqu'une talle de la touffe épie ; pour une expérience donnée la floraison est alors appréciée soit par le pourcentage de plantes ayant épié en fin d'expériences soit, lorsque toutes les plantes épient, par la date d'épiaison de la moitié d'entre elles, les dates extrêmes pouvant figurer.

D'autres auteurs donnent le nombre moyen de talles épiées par pot en additionnant toutes les inflorescences et en divisant par le nombre de pots en expérience ; par exemple, dans une expérience comprenant six plantes où le nombre moyen d'inflorescences par pot est de 0,7, d'une plante à l'autre leur nombre peut varier de 0 à 3 et le nombre total de talles n'est pas précisé (JUTRAS, 1964).

Certains chercheurs au lieu de noter l'épiaison, c'est-à-dire la sortie de l'inflorescence hors de la gaine foliaire, dissèquent des talles pour voir si les primordiums floraux sont apparus.

Dans tous les cas le nombre de plantes mises en expérience devrait être suffisant, pourtant CHILCOTE (1961) fait ses expériences préliminaires avec deux plantes par traitement indiquant même ses résultats en pourcentage : 0-50-100 %.

b) Résultats.

1. Action de la longueur du jour et de la température.

Tous les auteurs reconnaissent que le Dactyle est une plante de jour long ; TINCKER (1925) le met en évidence le premier mais sans préciser les exigences préalables, qui, étudiées ultérieurement, provoqueront un désaccord entre chercheurs.

MORIYA (1956) et WILSON (1959) étudiant en conditions naturelles le développement de différentes talles de Dactyle trouvent que le pourcentage de talles fertiles n'est élevé que pour celle formées de la fin de l'automne au début de l'hiver. STEPANOV (1958) et BOMMER (1959) indiquent que le Dactyle, pour pouvoir fleurir, exige au préalable d'être soumis aux conditions hivernales. Cependant, il n'est pas précisé si l'action inductrice est due aux jours courts ou aux températures froides ou bien à ces deux facteurs.

Pour SPRAGUE (1948) les conditions de l'hiver ne semblent pas indispensables mais un prétraitement par les jours courts provoque une floraison plus abondante alors que les températures basses sont sans action ; cependant, l'auteur ne précise pas les conditions auxquelles avaient été soumis les clones avant leur mise en expérience. Reprenant ces travaux HANSON et SPRAGUE (1953) constatent que plus la température est fraîche (20° à 12°), en journées courtes, plus le pourcentage de floraison est important ensuite en jours longs ; 12°C ne peut être considéré, cependant, comme une température capable de provoquer la vernalisation.

D'après WYCHERLEY (1952) seules les températures froides sont nécessaires pour obtenir ensuite la floraison en journées longues.

Les travaux de GARDNER et LOOMIS (1953) réalisés dans la nature puis en serres classiques et chambres froides montrent que les jours courts doivent précéder ou accompagner les basses températures. BLONDON (1962) confirme ce résultat mais ses cultivars élevés en serre exigent une durée de réfrigération beaucoup plus importante que celle indiquée par ces auteurs.

FEJER (1966) montre que divers cultivars soumis au préalable, à un mois de jours courts à température froide ou à deux mois à température tiède épient presque totalement lorsqu'ils sont, ensuite, placés en jours longs dans les champs.

2. Action d'autres facteurs externes.

Les résultats différents, quant aux rôles de la température et de la longueur du jour sur la floraison, peuvent s'expliquer par l'utilisation de Dactyle de génotypes différents mais aussi par un contrôle insuffisant de divers facteurs externes ; ainsi, la température varie au cours d'une expérience mais seule sa

valeur moyenne est notée sans ses limites extrêmes. Quand il s'agit de facteurs externes jugés sans importance le contrôle est inexistant : d'ailleurs, sans phytotron, ils ne peuvent être étudiés simultanément et séparément. Pourtant quelques expériences permettent de soupçonner le rôle de leur interaction.

L'utilisation d'une forte dose d'engrais azoté augmente, d'après WILSON (1959), le nombre de talles fertiles et rend plus précoce l'initiation florale et l'épiaison du Dactyle. Pour GARDNER et LOOMIS (1953) l'apport d'azote à des Dactyles vernalisés n'agit pas sur la réponse photopériodique mais accroît le nombre de talles florales. CALDER et COOPER (1961) signalent qu'un semis de printemps de divers cultivars de Dactyles peut fleurir l'année même, donc sans subir les conditions de l'hiver normalement nécessaires, si les plantes sont très espacées et reçoivent une forte quantité d'azote. BLONDON (1962) observe, par hasard, la floraison de certains Dactyles en jours longs, sans traitements préalables, si l'éclairement est intense et la nutrition minérale riche et équilibrée. Cependant, dans cette expérience, la température variait. Le rôle de la nutrition minérale sur la floraison des plantes est très controversé (BLONDON, 1964b).

L'augmentation de la valeur de l'éclairement (1.500 à 3.000 lux) prolongeant la durée du jour naturel est sans effet sur la floraison (SPRAGUE, 1948) ; cependant cet auteur travaillait, semble-t-il, sur des plantes induites au préalable.

3. Conclusion.

De tous ces résultats il est possible d'extraire un certain nombre de renseignements concernant le mécanisme externe de la floraison du Dactylis glomerata. Les plantes, dont certaines talles fleurissent, passent par trois phases successives : juvénile, d'induction, d'initiation et de développement floral.

Pendant la phase juvénile, les jeunes plantes issues de semences ne réagissent pas aux facteurs externes provoquant la floraison jusqu'à ce qu'elles portent environ 10 à 12 feuilles suivant les cultivars (FEDOROV, 1955 ; BLONDON, 1962 ; CALDER, 1964). Aucune expérience n'a été réalisée pour voir si la jeune talle, issue d'une touffe, présentait un tel stade.

Il existe ensuite une phase dite d'induction, sous la dépendance des facteurs externes, correspondant à l'acquisition d'un nouvel état physiologique, non

décelable car accompagné d'aucun changement morphologique ou biochimique connu. Ce sont les conditions de réalisation de cette phase sur lesquelles divergent les résultats des différents auteurs. Pour les uns les jours courts puis les températures froides sont indispensables, pour d'autres les jours courts seuls sont nécessaires, pour d'autres encore les températures froides suffiraient. Il semblerait d'ailleurs que d'autres facteurs externes comme la nutrition minérale et la valeur de l'éclairement puissent agir à ce niveau sans que leur rôle respectif soit connu.

Une fois la phase d'induction réalisée, la phase d'initiation et de développement floral s'effectue si la longueur du jour est favorable. Le premier signe morphologique la caractérisant est l'apparition sur l'apex d'une protubérance à l'aisselle de chaque initiale foliaire c'est le stade "double-ride". Tous les auteurs sont d'accord pour reconnaître que cette phase n'a lieu qu'en jours longs.

II - PROLIFERATIONS VEGETATIVES DANS L'INFLORESCENCE DE QUELQUES GRAMINEES.

a) Le problème.

La connaissance, très précise, du mécanisme d'action des facteurs externes sur la floraison devrait permettre d'agir sur le développement de l'inflorescence et de provoquer, à différents stades de sa différenciation, des anomalies dont son retour à l'état végétatif.

Il existe d'ailleurs, dans les genres Poa, Festuca et Deschampsia, des écotypes dont certains épillets de l'inflorescence produisent habituellement, dans les conditions naturelles, des talles végétatives. Chez la plupart des autres Graminées prairiales, des proliférations végétatives dans l'inflorescence ont pu être observées, mais dans quelques rares cas seulement. Ainsi chez Dactylis glomerata, ce phénomène a été observé en automne sur quelques inflorescences isolées (WAKKER, 1891 ; SCHUSTER, 1910 ; TINCKER, 1925).

b) Les travaux expérimentaux.

En partant de ces observations certains auteurs ont essayé de provoquer,

chez diverses Graminées, de telles proliférations en agissant sur les facteurs externes.

GALINAT ET NAYLOR (1951) obtiennent des proliférations végétatives dans l'inflorescence mâle d'un cultivar de Maïs lorsque celui-ci se développe sous une photopériode critique de 15 h.

D'après WYCHERLEY (1953 et 1954) des inflorescences de Cynosurus cristatus L. prolifèrent végétativement lorsqu'après vernalisation et action d'une certaine durée de jours longs les plantes sont replacées en jours courts. Cependant, même à l'intérieur d'un clone, les réactions sont hétérogènes, ce qui ne permet pas de contrôler strictement le phénomène.

Les recherches de YOUNGER (1960) sur des clones de Poa bulbosa L. proliférant dans les conditions naturelles, montrent que, sur des plantes vernalisées, le développement de tous les épillets est normal si les températures sont élevées (21° à 27°C) et les jours longs. Au contraire, en jours courts et à température fraîche (20° et au-dessous), des bulbilles se développent à la place des épillets. En jours longs à température fraîche ou en jours courts à température élevée, les panicules contiennent à la fois des bulbilles et des épillets normaux. D'après cet auteur la différenciation de l'épillet serait sous l'influence d'une interaction de la température et de la photopériode, mais il s'agit là d'un cas de plante proliférant normalement dans les conditions naturelles.

Les différents auteurs n'ont pas montré les divers stades auxquels pouvait s'effectuer la réversion de l'inflorescence et ils ne contrôlent que très approximativement ce phénomène.

MATERIEL ET TECHNIQUE

Le genre Dactylis est présent dans toutes les régions tempérées du monde ; d'après l'index KEWENSIS on en compte une trentaine d'espèces. Presque toutes les recherches sur le déterminisme de la floraison de ce genre ont été réalisées sur l'espèce la plus commune : Dactylis glomerata L. Elle comporte de nombreux écotypes et des cultivars obtenus par sélection.

Au cours d'un précédent travail nous avons montré que les divers individus d'un même cultivar soumis aux mêmes facteurs externes, n'étaient pas homogènes dans leur réaction de floraison (BLONDON, 1964a). Il est donc nécessaire de travailler sur un clone.

I - LE MATERIEL : UN CLONE.

- a. Choix d'un clone en conditions classiques de culture : serre et chambre froide.

Ce choix s'est effectué entre trois clones appelés X, Y, Z, issus du cultivar tardif "R₉₁" de l'I.N.R.A., à la suite d'expériences effectuées dans la "super-serre" et la chambre froide de Gif-sur-Yvette.

1. Conditions expérimentales.

La lumière naturelle (d'octobre à mars) est utilisée et la durée du jour est prolongée artificiellement par des tubes fluorescents et des lampes à incandescence fournissant 1500 lux au niveau des plantes. Les journées longues correspondent à 16 h d'éclairement quotidien, les journées courtes à 10 h.

La température dans la super-serre est de 24°C ($\pm$ 2°C) le jour et 16°C la nuit. Dans la chambre froide elle est de + 3°C.

Le milieu nutritif est constitué par un substrat (verrane surmontée de vermiculite) arrosé quotidiennement par un excès de solution nutritive (BLONDON et CHOUARD, 1965).

Les trois clones X, Y, Z ont été conservés en culture sur terre durant

deux ans, en jours longs, à température tiède dans les serres. Aucune floraison ne fut constatée.

Avant l'expérience ils ont été placés durant trois mois en 16 h d'éclairage quotidien, dans la super-serre aux conditions décrites ci-dessus. Ensuite, ils ont été divisés et pour chaque clone 30 plantes correspondant à une talle portant de 12 à 15 feuilles ont été choisies. Les différents traitements auxquels fut soumis chacun des trois clones, à raison de 6 plantes pour chaque traitement (fig. 1) sont : A (toujours en jours longs), B (toujours en jours courts), C (en jours courts puis en jours longs), D (en jours courts avec un mois de réfrigération à $+3^{\circ}\text{C}$ puis en jours longs), E (en jours courts avec deux mois de réfrigération à $+3^{\circ}\text{C}$ puis en jours longs).

GRAPHIQUE DES DIFFERENTS TRAITEMENTS PHOTOPERIODIQUES ET VERNALISANTS

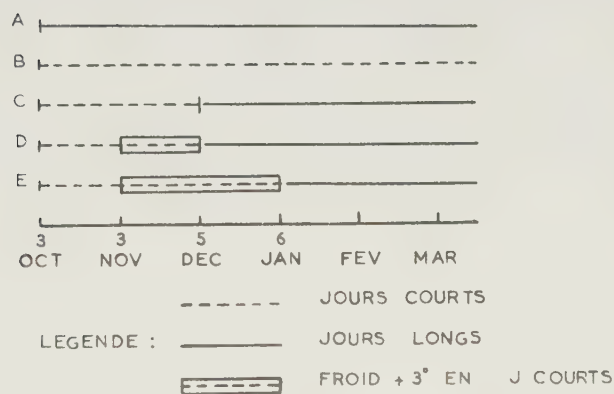


Fig. 1. Graphique des différents traitements photopériodiques et vernalisants auxquels furent soumis des plantes des 3 clones.

2. Résultats.

Les plantes soumises pendant toute la durée de cette expérience (d'octobre 1963 à mars 1964) aux traitements A, B et C ne montent pas à fleur et la dissection de talles, à la fin de l'expérience, n'a pas permis de trouver un apex inflorescentiel. Au contraire, la plupart des plantes ayant subi les traitements D ou E ont fleuri (Tableau A). Par conséquent, une certaine durée de réfrigération est indispensable dans ces conditions générales de culture pour permettre à la floraison d'apparaître en journées longues. Lors des traitements D et E, les clones X, Y, Z se sont comportés différemment. Le clone Z, à exigence la plus faible en basse température, a seul été retenu pour les expériences ultérieures.

TABLEAU 1

Nombre de plantes ayant épié suivant le clone et la durée des traitements au froid (+ 3°C).

Traitements	D (1 mois de froid)			E (2 mois de froid)		
Clones	Z	X	Y	Z	X	Y
<u>Nombre de plantes épiées</u>	4/6	1/6	0/6	6/6	6/6	5/6
Nombre total de plantes						

b) Croissance et multiplication de ce clone.

Des plantes du clone Z⁽¹⁾, cultivées précédemment toujours en jours longs à température tiède, sont placées dans des cases à plafond lumineux dans une pièce du sous-sol du laboratoire. Ces cases (L = 1,50 m, l = 1 m, h = 2 m) ont au sommet un cadre supportant des tubes fluorescents et des lampes à incandescence qui fournissent un éclairage d'environ 14.000 lux (106.400 ergs/cm²/s)

(1) Ce clone comporte des cellules à 28 chromosomes. Le comptage est effectué sur les pointes de jeunes racines par coloration à la nigrosine. Il s'agit donc d'une plante normale de *Dactylis glomerata*. Nous remercions Mme PLANTROSE de l'I.N.R.A. pour notre initiation à cette technique.

au niveau des plantes pendant 16 h chaque jour. La température y varie de 23° à 27°C et l'humidité relative de l'air n'est pas contrôlée. L'arrosage est effectué manuellement, sur un support minéral (verrane surmontée de vermiculite), avec une solution nutritive en excès.

La multiplication de ces plantes consiste, tous les deux à trois mois, à diviser la plante mère en quatre parties sensiblement égales et à laisser croître les nouvelles plantes ainsi obtenues et ainsi de suite.

II - TECHNIQUES EXPERIMENTALES

a - Portion de clone utilisée.

1. Portion de touffe.

Les premières expériences effectuées à partir d'une grosse touffe, dont chaque division mise en expérience comprenait un certain nombre de talles, nous ont conduit rapidement à faire un autre choix en raison de l'hétérogénéité des résultats.

En effet, placées dans des conditions expérimentales semblables, les différentes touffes ne fleurissent pas avec la même précocité ni la même intensité.

2. Talle isolée que l'on laisse taller.

La touffe est divisée complètement talle par talle en conservant le maximum de racines. Celles portant environ 10 feuilles visibles sont sélectionnées d'après leur aspect et leur poids (3 à 5 g) puis placées dans des pots contenant un peu de verrane surmontée de vermiculite. Durant 15 jours ces plantes sont cultivées à 24°C en jours longs pour permettre la reprise, puis placées en expérience. Les plantes mal reprises sont éliminées.

Ce matériel a été utilisé au début pour les expériences. Cependant, une hétérogénéité de réponse apparaissait encore, surtout aux conditions limites de floraison ; pour tenter de la réduire et de pouvoir suivre le développement d'une seule talle, nous avons mis au point la technique de culture monotalle.

3. La monotalle.

Le matériel de départ est constitué de talles isolées, comme précédemment, et sélectionnées d'après leur aspect, leur poids (3 à 5 g) et le nombre de feuilles visibles (9 à 13). Par cette méthode, seules les talles d'âge moyen sont utilisées, les très jeunes et les très âgées sont éliminées. Les talles isolées sont placées à 24°C en 16 h d'éclairement quotidien durant 15 jours pour assurer leur reprise.

La culture monotalle consiste à supprimer systématiquement au cours de l'expérience la feuille inférieure ainsi que son bourgeon axillaire dès que celui-ci apparaît hors de la gaine foliaire (premier signe morphologique externe du tallage). La talle possède toujours ainsi 4 à 5 feuilles visibles extérieurement (Planche I, 1).

Cette opération s'effectue manuellement avec un scalpel et doit être renouvelée, à température tiède, environ tous les 2 jours. Différents traitements chimiques essayés (inhibiteurs de croissance, auxines, éthanol) par arrosage du support n'ont pas donné des résultats intéressants permettant de remplacer l'opération manuelle ; ils ne seront donc pas décrits. L'enlèvement systématique des feuilles et de leurs bourgeons axillaires renforce la vigueur de la talle et laisse apparaître une couronne de racines latérales située juste au-dessus de l'insertion de la feuille disparue. Cette couronne de racines se développe uniquement si l'humidité est suffisante. Pour cela, il faut relever le support au niveau de la feuille inférieure. De cette façon la talle renouvelle son système de racines, la partie inférieure pourrissant avec le temps.

Cette technique permet d'éliminer une grande partie des corrélations et de suivre l'évolution d'une seule talle (Planche I, 2), mais elle agit aussi sur la floraison. L'utilisation de la culture monotalle accélère la floraison et la rend plus homogène (Tableau II).

Le tableau II indique que, dans les conditions optimales de floraison, l'épiaison est plus rapide (d'environ 25 %) avec des monotalles qu'avec des pousses isolées qui tallent. D'autre part, l'homogénéité est plus grande, c'est-à-dire que le nombre de jours séparant l'épiaison de la première de celle de la dernière est plus court.

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Fig. 1. Ces deux plantes sont de même âge.
A gauche la pousse isolée a tallé ;
à droite elle a été cultivée en monotalle.

Fig 2. Monotalle fleurie à gauche, végétative à droite.

PLANCHE I



1



2

TABLEAU II

Nombre de jours⁽¹⁾ nécessaires pour provoquer l'épiaison de la moitié des plantes puis de la première et de la dernière, soit avec des pousses isolées qui tallent, soit en culture monotalle (à 17°C, 16 h sous 14.000 lux avec nutrition riche⁽²⁾).

Technique	Nombre de jours pour épiaison de la moitié des plantes	Nombre de jours pour épiaison première et dernière plante
Pousse isolée qui talle	44	40 - 55
Monotalle	33	30 - 38

(1) Le nombre de jours est la moyenne, arrondie à l'unité la plus proche, de trois répétitions comportant chacune six plantes.

(2) Composition de la solution nutritive employée page 39 .

Cette technique recule également les limites de floraison, c'est-à-dire permet, dans les conditions limites de floraison, l'initiation florale d'un plus grand pourcentage de plantes.

4. Essai d'un matériel encore plus simple.

Sur des monotalles bien développées nous avons enlevé toutes les feuilles sauf la dernière enfermant le méristème terminal, réalisant ainsi ce que nous appelons la "monoapex-talle". Les résultats furent décevants car généralement l'apex meurt, même en maintenant une très forte humidité, ou produit une plante à petites feuilles dont la croissance est lente.

Nous avons aussi cultivé in vitro l'apex végétatif, avec la feuille le recouvrant et une très petite partie de l'extrémité de la tige. Partant de fragments de talles d'environ 3 centimètres, nous les stérilisons superficiellement en les traitant pendant 20 minutes par une solution d'hypochlorite de calcium à 70 grammes par litre. Ces fragments sont ensuite rincés à l'eau stérile et après séchage, entre des feuilles de papier filtre stérile, nous procédons immédiatement à l'isolement de la partie mise en culture. Le milieu adopté, voisin de celui utilisé

par MOREL (1948), est composé des sels minéraux fournis par la solution de KNOP diluée au demi, additionnée de glucose (30 g/l), de bacto-agar (10 g/l), des vitamines suivantes : thiamine (1 mg/l) pyridoxine (0,5 mg/l) ; acide nicotinique (0,5 mg/l) et des oligoéléments de BERTHELOT. La partie isolée se développe en une plante qui reste naine en tube, et dont les exigences de floraison lorsque celle-ci se produit sont considérablement augmentées. Cependant cette méthode permet, avec un faible encombrement de conserver des clones et ne nécessite que des repiquages successifs environ tous les trois mois à température tiède. Avant de repiquer stérilement, il faut couper l'extrémité des feuilles et presque complètement les racines. En fin de conservation, les plantes sont rempotées, telles quelles dans la vermiculite. Elles reprennent assez rapidement une croissance et un aspect normal.

En conclusion, dans la simplification progressive de notre matériel, nous nous sommes heurté à une limite due à la nécessité d'avoir une unité morphologique pour pouvoir obtenir la floraison rapidement. Cette unité est la monotalle. Elle constitue un matériel de choix, pour l'étude de problèmes de floraison, en raison de son faible encombrement, de son homogénéité de réponse et de sa floraison plus précoce. D'autre part isolant un apex, elle permet d'en suivre rigoureusement l'histoire.

b) Maîtrise de l'environnement au cours des expériences.

1. Utilisation du phytotron de Gif-sur-Yvette.

Un phytotron se caractérise par l'existence de plusieurs compartiments dans lesquels on est maître simultanément et séparément de plusieurs facteurs du milieu (CHOUARD, 1963). Les caractéristiques techniques du phytotron sont décrites par DE BILDERLING (1963).

Dans les salles à éclairage artificiel, seules utilisées dans nos expériences, la température de l'air⁽¹⁾, l'éclairement en qualité, valeur et durée sont contrôlés. Le degré hygrométrique, aux températures utilisées, est actuellement

(1) Il s'agit de la température de l'air mesurée par un thermomètre ventilé (4 m/s) placé à l'obscurité (thermomètre sec du psychromètre).

de 70 % sauf à 24° (50 %) et à 5°, 2° et 0°C où il n'est pas contrôlé. Le substrat est composé d'environ 1/4 de verrane surmontée de 3/4 de vermiculite contenues dans des pots en terre cuite. L'arrosage s'effectue théoriquement à saturation avec une solution nutritive de composition constante (BLONDON et CHOUARD, 1965).

Le "contrôle" de certains facteurs reste approximatif. Ainsi, l'arrosage réalisé manuellement peut entraîner des différences, même entre plantes d'une même expérience. L'air de chaque salle est recyclé une fois et demie par minute et à chaque recyclage 8 % d'air frais est admis ; cependant la teneur en CO₂ est variable suivant l'encombrement des salles et l'heure de la journée. Des plantes à croissance importante, placées sur des chariots voisins, peuvent modifier l'éclairement reçu par les plantes étudiées.

La nécessité de satisfaire de nombreux chercheurs tend à limiter la gamme de variation d'un facteur. Aussi pour la détermination des photopériodes critiques est-il nécessaire d'utiliser des enceintes individuelles.

2. Techniques particulières.

L'intensité lumineuse étant constante dans les salles à éclairage artificiel du phytotron, des valeurs différentes d'éclairement sont obtenues à l'aide de toiles à ombrer, à fibres plus ou moins serrées, recouvrant des chariots et par la modification des hauteurs des plateaux soutenant les plantes.

Ces dispositifs sont placés côte à côte à un endroit fixe pour empêcher les variations d'éclairement apportées par des plantes étrangères à l'expérience.

L'influence de la nutrition minérale est étudiée à l'aide d'un dispositif particulier. Les plantes sont placées dans des bacs en leucoflex adaptés aux chariots (fig. 2). A 10 cm du fond du bac se trouve une plaque percée de 2.000 trous de 1 mm de diamètre qui supporte du gravier lavé à l'acide chlorhydrique et dans lequel se développent les plantes. On verse dans le fond du bac de la solution nutritive qui, aérée par un courant d'air comprimé, est élevée tous les jours durant 16 h jusqu'à 1 cm en-dessous de la surface supérieure du gravier puis abaissée au niveau inférieur de la plaque perforée. Une des faces du bac est transparente mais normalement recouverte par une plaque amovible noire, qui

permet de voir le niveau de la solution nutritive et le développement des racines.

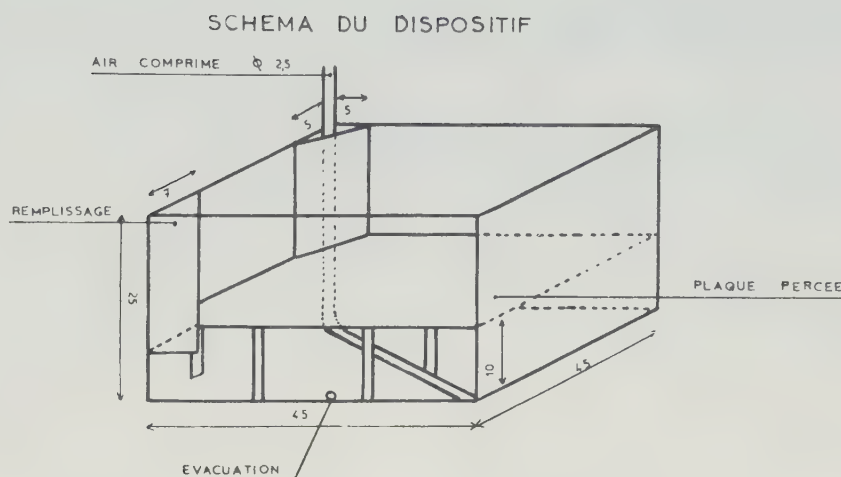


Fig. 2. Schéma du dispositif utilisé pour l'étude de la nutrition minérale.

c) Méthodologie expérimentale.

Malgré de nombreuses études sur les phytotrons, comme celles de WENT (1957) et de LANG (1962), il existe très peu de renseignements concernant la méthodologie à utiliser pour l'analyse des problèmes de floraison avec cet instrument. Le meilleur exemple d'une expérimentation bien conçue est fourni par BLAAUW (1930 et 1941). Cet auteur s'adresse à un matériel original : le bulbe, ce qui lui permet de sélectionner avec soin des individus semblables et d'occuper peu de place. D'autre part les bulbes, disposant de réserves, sont capables d'initier et de développer des fleurs sous l'influence de la température sans interaction des processus contrôlés par la lumière. Il étudie donc l'action d'un seul facteur. Dans la Jacinthe, par exemple, après de nombreuses observations écologiques préalables, il détermine les différentes conditions optimales de floraison ; préparation à l'élongation à 13°C, élongation de la tige à 20°C, initiation florale à 30°C.

1. Etude écologique préalable.

Des expériences du type de celles utilisées en écologie expérimentale ont permis de découvrir le rôle capital de la longueur du jour comme facteur déterminant la floraison de certaines plantes. Le facteur étudié, par exemple la longueur du jour, est maintenu constant pendant toute la durée de l'expérience, mais à des valeurs différentes pour chaque lot ; les autres facteurs sont variables mais identiquement d'un lot à l'autre.

Les résultats obtenus par cette méthode sont reproductibles si le facteur considéré est pratiquement le seul à avoir une importance limitante sur le phénomène étudié. Au contraire, s'il y a interaction de facteurs sur ce phénomène, l'expérience ne peut être reproduite à une autre saison, d'une année à l'autre ou dans un autre lieu. Pour de nombreuses plantes la durée du jour semble le seul facteur limitant de la floraison si, cependant, un minimum trophique est assuré. Il n'en est pas de même pour le Dactyle où les interactions de facteurs sont importantes. Ainsi s'expliquent les résultats différents obtenus par divers chercheurs travaillant en des lieux et à des saisons différents.

2. Etude phytotronique.

Il est donc nécessaire d'entreprendre des études physiologiques, c'est-à-dire de maintenir constant le facteur étudié pendant toute la durée de l'expérience pour chaque lot mais à des valeurs différentes, les autres facteurs étant constants et maintenus toujours à une valeur fixe quel que soit le lot.

Cette méthode peut s'appliquer à l'étude de la floraison. Ce phénomène s'exprime, par exemple, numériquement par la durée en jours nécessaire pour obtenir la floraison, dans des conditions bien déterminées. Ce temps que nous appellerons F est fonction, toute autre chose étant égale par ailleurs, de différentes variables représentant les facteurs externes soit a, b, c, d ,

On peut écrire $F = f(a, b, c, d)$.

Dans une première étape, on fait varier un facteur, les autres restant constants :

Si l'on donne à b, c, d , des valeurs constantes b_1, c_1, d_1 , que l'on juge favorables d'après les travaux préalables d'écologie expérimentale, il est

possible d'obtenir $F = f(a)$.

A une valeur a_1 , correspond un temps F_1

A une valeur a_2 , correspond un temps F_2

A une valeur a_n , correspond un temps F_n

La relation $F = f(a)$ alors obtenue est caractérisée par des valeurs limites et une valeur optimum a_z . Cependant cette relation peut n'être valable que pour des valeurs b_1, c_1, d_1 .

Ensuite l'on choisit des valeurs favorables a_z, c_1, d_1 et il est possible d'obtenir $F = f(b)$. Il en est de même pour les variables c et d .

Dans une deuxième étape on fait varier simultanément et indépendamment deux facteurs par exemple a et b , c et d étant constant soit c_1 et d_1 . On peut établir $F = f(a, b)$ et ainsi de suite....

La complexité de cette méthode est extrême et ne peut être conduite qu'en l'associant à une connaissance préalable des exigences écologiques, ce qui permet de réduire le nombre des combinaisons à expérimenter.

Cette façon de procéder suppose, a priori, que la floraison est considérée comme un phénomène unique, c'est-à-dire qu'il peut se "réaliser" entièrement sous certaines valeurs maintenues constantes de facteurs externes. Cependant si la floraison est sous la dépendance de deux phases successives dont les valeurs limites des facteurs externes qui les réalisent sont différentes, on ne détermine, par la méthode précédente, que la partie des exigences communes, s'il y en a.

d) Les critères de notation du processus floral.

1. Définition des termes induction primaire et induction secondaire.

Les expériences d'écologie expérimentale montrent que la mise à fleur du Dactyle, après le stade juvénile, est un phénomène complexe se réalisant en deux phases successives (BLONDON, 1964 a). Pratiquement, tous les auteurs, travaillant sur les Graminées vivaces, utilisent le terme induction pour désigner la première phase. La définition de ce terme, d'après NAPP-ZINN (1961) est la suivante : une plante est induite si placée en photopériode favorable elle est

capable de fleurir. L'action de la photopériode favorable provoque les différenciations morphologiques, c'est la phase d'initiation et de développement floral. Cet emploi restreint du terme induction s'oppose à l'utilisation qui en a été faite par EVANS (1960) et CHOUARD et col. (1967) pour indiquer un traitement ou une série de traitements dont résulte la formation de fleurs.

Cette deuxième définition de l'induction nous semble traduire d'une façon plus rigoureuse la réalité car les conditions photopériodiques favorables, une fois satisfaites les exigences préalables, ne provoquent l'initiation, qui est un critère morphologique, qu'après une certaine durée d'action et que d'autre part il est nécessaire de maintenir la photopériode favorable pour que l'apex initié évolue en inflorescence. Aussi utiliserons-nous le terme induction au sens large, c'est-à-dire la mise en action et l'entretien d'une série de réactions biochimiques, inconnues actuellement, sous la dépendance des facteurs externes qui conduisent par étapes à l'apparition des fleurs (critère morphologique).

Il est alors possible de distinguer l'induction primaire et l'induction secondaire.

L'induction primaire correspond au terme induction de NAPP-ZINN (1961) c'est-à-dire à la réalisation d'une phase préparatoire dont l'acquisition ne peut être actuellement décelée directement par aucun critère morphologique ou biochimique et qui ne semble pas exister chez de nombreuses plantes.

L'induction secondaire correspond à la phase d'initiation et de développement floral de NAPP-ZINN. Elle se réalise en photopériode favorable, uniquement si l'induction primaire a eu lieu au préalable ou n'est pas nécessaire. Cette induction secondaire provoque et entretient la différenciation morphologique de l'inflorescence. C'est la phase de réalisation. Le premier signe morphologique qui permet de constater que cette phase a débuté est l'apparition sur l'apex des Graminées de "double-ride" résultant du développement des bourgeons situés aux aisselles des initiales foliaires. Tous les autres critères morphologiques sont peu précis et souvent inexacts (BLONDON, 1962).

2. Notation du phénomène de floraison.

La plante, totalement végétative, est placée dans des conditions externes constantes bien déterminées. Elle présente ou non une inflorescence visible

extérieurement après un certain temps. L'apparition de cette inflorescence hors de la gaine foliaire constitue l'épiaison. La durée nécessaire à son apparition est un caractère quantitatif précis du phénomène de floraison. Dans le cas d'une touffe, comprenant plusieurs talles, on peut décider par convention soit de noter l'épiaison de la talle principale soit de la première talle épiée quelle qu'elle soit. Ces notations manquent de précision pour caractériser l'ensemble de la touffe constituée par une population dynamique de talles.

Au contraire avec une monotalle on constate l'épiaison ou non de cette unique pousse.

Si l'épiaison ne se produit pas cela signifie soit que la plante n'a subi aucune induction soit uniquement l'induction primaire soit même l'induction primaire et un début seulement d'induction secondaire. Dans ce dernier cas la monotalle ne produit généralement plus de feuilles et sa dissection permet de voir le stade atteint par l'apex inflorescentiel. La technique d'observation de l'apex consiste à séparer la partie aérienne de la talle au niveau du collet et à supprimer les limbes foliaires. Une coupe longitudinale, ne passant pas exactement par le milieu, est réalisée avec une demi-lame de rasoir. L'apex est isolé, placé dans une goutte d'eau puis observé à un grossissement d'environ 50.

Un apex morphologiquement végétatif et fonctionnant végétativement c'est-à-dire continuant de former des feuilles peut cependant avoir subi l'induction primaire. Seule une méthode indirecte permet de la mettre en évidence. Pour cela, les monotalles sont alors placées dans des conditions externes permettant uniquement la réalisation de l'induction secondaire. Si après un certain temps l'épiaison se produit c'est que la monotalle avait subi au préalable l'induction primaire sinon elle était totalement végétative.

3. Différents stades d'évolution de l'apex inflorescentiel.

Après l'induction primaire, la transformation progressive de l'apex en inflorescence se produit au fur et à mesure de la réalisation de l'induction secondaire. Il est nécessaire d'en étudier le déroulement normal jusqu'à la différenciation des fleurs pour pouvoir interpréter les structures anormales obtenues dans ce travail.

Pendant la période de fonctionnement végétatif l'apex donne naissance, en alternance régulière, à des rides simples : les initiales foliaires, ébauches de feuilles (Planche II, 1) qui s'allongeront ensuite.

Le stade "double-ride", première manifestation morphologique de l'induction secondaire, est caractérisé par l'apparition sur l'apex de "doubles-rides", résultant du développement des bourgeons situés aux aisselles des initiales foliaires (Planche II, 2). La première double-ride apparaît au milieu de l'apex puis dans les directions acropète et basipète.

Au stade "primordia" les ébauches reproductrices sont devenues proéminentes (protubérances primaires) et les initiales foliaires ont disparu (Planche II, 3). A ce stade commence la ramification qui aboutira à une inflorescence du type panicule, car, les protubérances primaires ne différencient pas tout de suite des ébauches de glumes mais se ramifient en branches latérales⁽¹⁾. La ramification débute dans le tiers inférieur de l'inflorescence où son degré est le plus élevé (ramification de 4ème ordre).

Le stade "ramification secondaire" correspond à la croissance des bourrelets apparus sur les protubérances primaires.

Le stade "ramification tertiaire" est caractérisé par la croissance des bourrelets apparus sur les protubérances secondaires (Planche II, 4).

Le stade "ramification quaternaire" est caractérisé par la croissance des bourrelets apparus sur les protubérances tertiaires (Planche III, 1).

La ramification s'effectue en n'intéressant qu'une face de l'inflorescence l'autre restant plate. L'élongation des branches latérales est plus rapide dans le centre et le tiers inférieur de l'inflorescence, ce qui confère à la jeune panicule un aspect conique s'atténuant quand elle s'allonge.

Le stade "apparition des rides de glumes" (Planche III, 2). L'observation exacte de ce stade est délicate, elle s'effectue à l'extrémité d'une ramification primaire du tiers inférieur de l'inflorescence. Il est caractérisé par l'apparition de deux renflements plus plats que ceux qui sont l'origine des ramifications.

⁽¹⁾ Ce phénomène ne se produit pas dans le type épi où les protubérances primaires fournissent immédiatement les épillets.

EXPLICATION DE LA PLANCHE II

Fig.1. Apex végétatif de Dactylis glomerata L. (G=42)

a - Ride simple , ébauche de feuille.

Fig.2. Apex au stade "double-ride ". (G=42)

a,b - Ensemble dénommé "double-ride montrant le caractère initié.

a - ride simple, ébauche de feuille qui avortera.

b - ébauche reproductrice (bourgeon situé à l'aisselle de l'ébauche de feuille).

Fig.3. Apex au stade primordia (G=42)

b - ébauche reproductrice devenue proéminente et qui commence à s'allonger ou protubérance primaire.

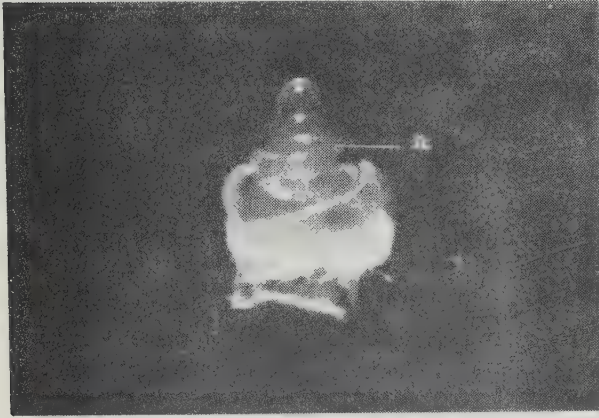
L'ébauche foliaire a pratiquement disparu.

Fig.4. Apex au stade ramification tertiaire (G=42)

La protubérance primaire (b) a évolué en donnant naissance à (c_1) et (c_2) protubérances secondaires , sur lesquelles apparaissent des protubérances tertiaires (d).

Toutes ces photos ont été prises avec des apex provenant de monotalles.

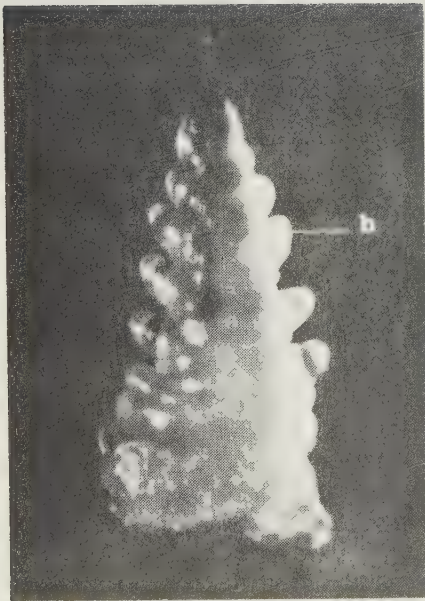
PLANCHE II



1



2



3



4

EXPLICATION DE LA PLANCHE III

- Fig. 1. Apex au stade ramification quaternaire ($G = 18$)
Croissance des bourrelets (e) apparus sur les protubérances tertiaires.
- Fig. 2. Stade apparition des rides de glumes ($G = 42$)
f : ride de glume.
- Fig. 3. Stade apparition de la glumelle inférieure ($G = 42$)
f : glume
g : glumelle inférieure.
- Fig. 4. Stade apparition des pièces florales dans un épillet ($G = 42$)
h : étamines
o : ovaire.

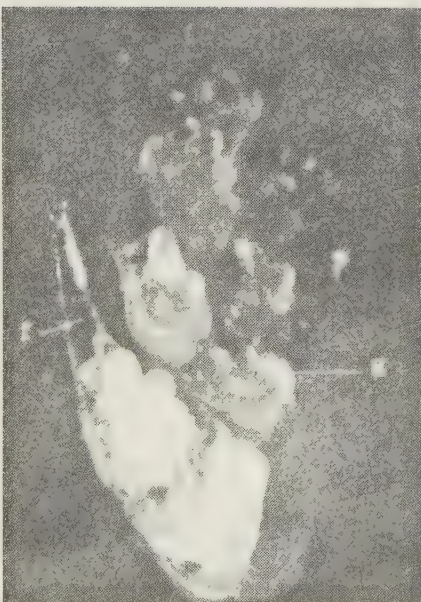
PLANCHE III



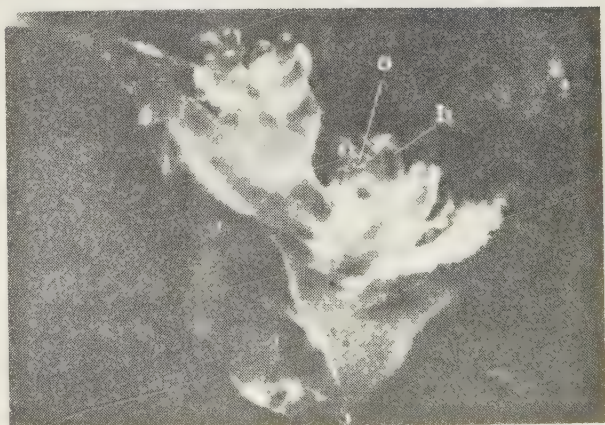
1



2



3



4

C'est à partir de ce stade que l'on assiste à une élongation rapide de la tige par allongement de certains entrenœuds.

Au stade "apparition de la glumelle inférieure (Planche III, 3), un bourrelet placé latéralement se forme au-dessus de la glume inférieure.

Le stade "apparition des pièces florales" (Planche III, 4). Elles apparaissent au-dessus de la glumelle inférieure à partir d'une protubérance qui donne latéralement l'ébauche de la glumelle supérieure et dont la masse différencie les organes sexuels en commençant par les étamines sous forme de trois mamelons, situés au sommet d'un triangle et dont le centre montre un petit bourrelet origine de l'ovaire. Ensuite la croissance de celui-ci laisse apparaître les cornes du stigmate, les anthères s'allongent, les sacs polliniques deviennent visibles. Puis la méiose a lieu.

Le stade "épiaison" : l'épillet terminal devient visible extérieurement en apparaissant au-dessus de la dernière feuille.

Les stades se succèdent dans le temps en une région donnée de l'apex, mais à un même moment toutes les régions de l'apex ne sont pas exactement au même stade ; il y a un décalage qui est d'autant plus important que l'apex inflorescentiel est plus évolué.

CHAPITRE I

LA FLORAISON CONSIDEREE COMME UN PHENOMENE UNIQUE

Dans ce chapitre, la floraison est considérée comme un phénomène unique c'est-à-dire pouvant se "réaliser" ou non sous des conditions extérieures bien déterminées et maintenues constantes pendant toute la durée de l'expérience. Le temps nécessaire pour obtenir l'épiaison caractérise ce phénomène. On admet que celui-ci ne s'est pas réalisé si l'épiaison ne se produit pas. Le matériel, totalement végétatifs, est constitué soit de polytalles c'est-à-dire de pousses isolées que l'on laisse taller normalement au cours de l'expérience, soit de monotalles.

I - VARIATION D'UN FACTEUR LES AUTRES RESTANT CONSTANTS.

La méthode utilisée consiste à maintenir constant, mais à des valeurs différentes pour chaque lot, le facteur étudié ; les autres facteurs externes sont maintenus constants et à des valeurs favorables, les mêmes pour tous les lots.

Des études préalables d'écologie expérimentale nous ont montré le rôle de la température et de la longueur du jour comme facteur déterminant la floraison du *Dactyle* (BLONDON, 1962).

L'action de la température est donc d'abord étudiée.

a) Action de la température.

1. Conditions expérimentales.

Température. Huit conditions différentes de température sont réalisées soit constamment : 27°, 24°, 22°, 17°, 12°, 5°, 2°, 0°C.

Les autres facteurs externes contrôlés sont maintenus constants et à des valeurs favorables.

Lumière. La durée d'éclairement journalière est de 16 h en lumière artificielle d'une valeur de 14.000 lux (106.400 ergs/cm²/s).

Milieu nutritif. Le substrat est minéral (verrane surmontée de vermiculite). Celui-ci est arrosé quotidiennement par un excès de solution nutritive⁽¹⁾. Le diamètre des pots, en terre cuite, est de 8 puis 12 cm.

L'humidité relative de l'air est de 65 à 70 % sauf à 24°C (50 %) et à 5°, 2°, 0°C où elle n'est pas contrôlée. Elle est mesurée à l'aide d'un psychromètre.

Chaque lot expérimenté comporte, généralement, six polytalles et six monotalles.

2. Résultats.

Dans les conditions expérimentales précisées ci-dessus, la température de 17°C permet l'épiaison la plus rapide ; à des températures supérieures elle ne se produit pratiquement plus et à des températures inférieures elle est d'autant plus lente que la température est plus basse (Tableau III et fig. 3 et 4).

Les limites entre lesquelles peut se produire l'épiaison sont donc assez étendues : de 17° à 0°C. Il faut remarquer que la valeur optimale correspond pratiquement à une valeur limite.

Ce premier ensemble de résultats montre que la polytalle n'exige pas obligatoirement pour pouvoir épier, l'action préalable des jours courts et des températures froides reconnue précédemment nécessaire en condition de culture classique : serre et chambre froide (Tableau I).

L'épiaison de la monotalle est toujours plus rapide que celle de la polytalle placée dans les mêmes conditions. D'autre part, les résultats obtenus avec la monotalle sont plus homogènes puisque l'écart entre le temps d'épiaison de la première et de la dernière plante d'un même lot est plus court.

A 22°C seules certaines plantes d'un même lot épient (Tableau III), qu'il s'agisse de polytalles (2/6) pour lesquelles seule la talle principale épie ou de

⁽¹⁾ Composition de la solution nutritive employée, en milligrammes par litre
 KNO_3 , 411 ; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 959 ; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 137 ; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 548 ; KH_2PO_4 , 137 ; H_3BO_3 , 3 ; KCl , 2,7 ; $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, 1,7 ; $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0,27 ;
 $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 0,27 ; $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 0,13 ; EDTA NaFe, $2\text{H}_2\text{O}$, 41.

TABLEAU III

Epiaison de monotalles et de polytalles à différentes températures.

L'éclairement est de 16 h d'une valeur de 14.000 lux, la nutrition minérale riche et équilibrée.

Température (°C)	Nombre de jours entre la mise en expérience et l'épiaison ⁽¹⁾		Nombre de plantes épiées Nombre total de plantes	
	Monotalle	Polytalle	Monotalle	Polytalle
27	-----	-----	0/6	0/6
24	-----	-----	0/6	0/6
22	53.72.-	56.---	3/6	2/6
17	29.33.38	40.44.55	6/6	6/6
12	46.49.56	63.71.84	6/6	5/5
5	127.136.143	151.168.183	6/6	6/6
2	181.192.237	196.221.255	6/6	6/6
0	193.220.255	234.261.295	6/6	6/6

(1) Le premier, le deuxième et le troisième nombre indiquent dans l'ordre le temps nécessaire à l'épiaison de la première, de la moitié et de la dernière des plantes.

monotalles (3/6). Les plantes qui n'ont pas épié sont disséquées après 3 mois de culture ; toutes les talles des 4 polytalles ont des apex morphologiquement végétatifs ; deux des 3 monotalles présentent un apex initié mais à un stade qui ne correspond pas à une différenciation normale de l'inflorescence, la troisième monotalle a un apex morphologiquement végétatif. Cette expérience est répétée mais en conservant les plantes durant six mois. Les résultats sont les suivants : une polytalle épie au 57ème jour de culture mais toutes les talles disséquées de 5 autres polytalles ont des apex morphologiquement végétatifs. Quatre monotalles épient, cependant deux d'entre elles présentent une inflorescence comportant de nombreuses talles végétatives (types C et D, Planche V, 3) ; les 2 autres disséquées ont des apex morphologiquement végétatifs.

A 24°C toutes les talles des 6 polytalles et les 6 monotalles, disséquées après 3 mois de culture, ont des apex morphologiquement végétatifs. Cette expérience est répétée mais en conservant les plantes durant six mois. Après 180 jours d'expérience, toutes les talles des 6 polytalles disséquées présentent des apex morphologiquement végétatifs.

Parmi les 6 monotalles, l'une épie anormalement après 116 jours de culture, l'inflorescence est en effet constituée en grande partie de talles végétatives (types D, Planche V, 3), une autre présente un phénomène d'éclatement, c'est-à-dire la croissance des premiers primordiums floraux en talles végétatives, les quatre dernières, disséquées ont un apex morphologiquement végétatif. Il convient de signaler ici que 3 monotalles conservées depuis plus de 2 ans à 24°C produisent toujours normalement des feuilles.

A 27°C, après 3 mois de culture, toutes les talles des 6 polytalles et les 6 monotalles disséquées ont des apex morphologiquement végétatifs. Une répétition de cette expérience mais en conservant les plantes durant six mois fournit exactement les mêmes résultats.

A la température de 22°C il y a une hétérogénéité de réponse entre les individus que nous n'avons pas réussi à éliminer par la technique de culture monotalle. A 24°C, après plus de 3 mois de culture, seules quelques monotalles parviennent à s'initier anormalement, les autres demeureront toujours végétatives.

La représentation graphique des résultats (Tableau III) est effectuée uniquement lorsque toutes les plantes d'un même lot épient. C'est pourquoi les

températures de 22°, 24°C et 27°C ne figurent pas sur les graphiques. Le nombre de jours nécessaire à l'épiaison et la vitesse d'épiaison correspondent à ceux de la moitié des plantes.

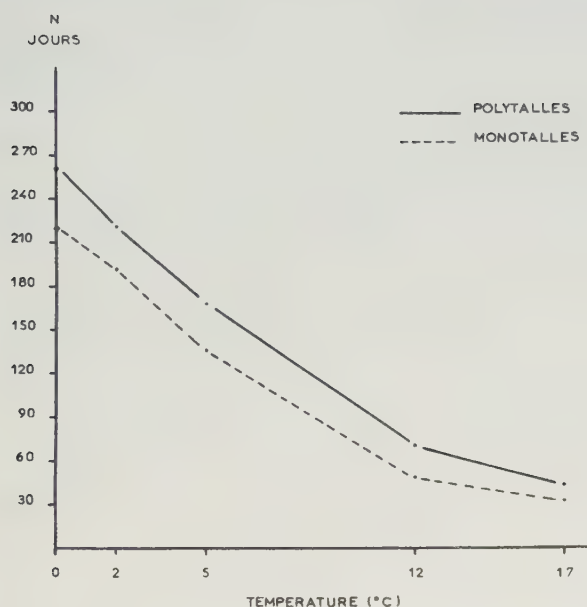


Fig. 3. Nombre de jours nécessaire pour obtenir l'épiaison des polytalles et des monotalles suivant la température en 16 h d'éclairement de 14.000 lux.

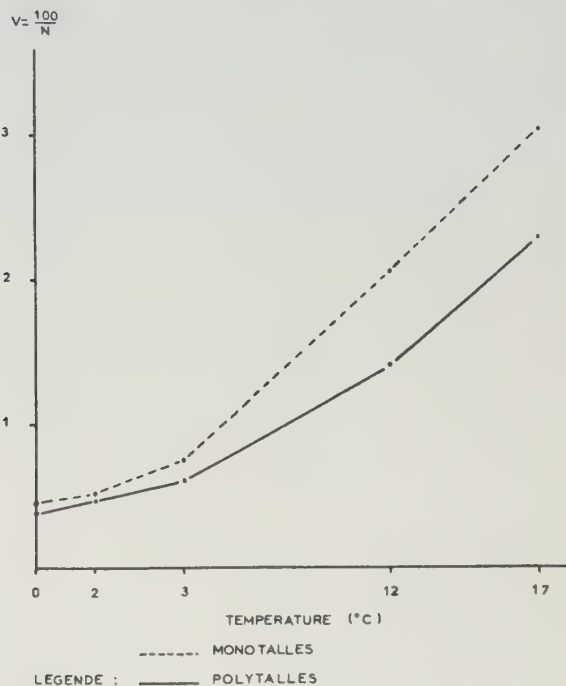


Fig. 4. Vitesse d'épiaison des polytalles et des monotalles suivant la température en 16 h d'éclairement de 14.000 lux.

b) Action de la longueur du jour.

La température de 17°C permet la floraison la plus rapide et la plus homogène aussi à cette température faisons-nous varier la longueur du jour, un des facteurs que nous avons maintenu constant dans l'expérience précédente.

1. Conditions expérimentales.

Trois longueurs de jour différentes sont réalisées : 24 h, 16 h et 9 h, sous un éclairage de 14.000 lux. La température est de 17°C. Le milieu nutritif est identique à celui de l'expérience précédente et l'humidité relative de l'air est de 65 à 70 %.

Le matériel est constitué comme précédemment, soit de polytalles soit de monotalles.

2. Résultats.

En jours longs de 16 h nous retrouvons les résultats de l'expérience précédente : épiaison rapide et homogène.

En jours courts de 9 h aucune des plantes n'épie. Après huit mois de culture la dissection des 12 polytalles et de 6 monotalles montre que tous les méristèmes terminaux sont morphologiquement végétatifs ; les 6 autres monotalles, conservées depuis plus de deux ans, sont toujours morphologiquement végétatives.

En jours continus seul un certain nombre de plantes épiant. La proportion de plantes épiées est beaucoup plus importante pour les monotalles que pour les polytalles (Tableau IV). Les plantes qui n'ont pas épié sont disséquées après 5 mois d'expérience ; sur les 9 polytalles, 7 ont des apex morphologiquement végétatifs et 2 présentent des primordiums floraux desséchés ; sur les 3 monotalles qui n'ont pas épié, 2 présentent un début de différenciation de l'inflorescence qui a fait retour à l'état végétatif, l'autre est morphologiquement végétative.

Ces expériences en jours continus ont été répétées deux fois et fournissent des résultats très peu différents.

A 17°C, température optimale de floraison, la durée du jour est un facteur limitant. Les jours doivent être longs, puisqu'en jours courts, aucune épiaison ne se produit, mais s'ils sont continus il apparaît une hétérogénéité de réponse. D'autre part, comme précédemment, nous constatons que la monotalle tend à fleurir plus facilement que la polytalle.

TABLEAU IV

Épiaison de monotalles et de polytalles à différentes photopériodes.

La température est de 17°C, la valeur de l'éclairement de 14.000 lux et la nutrition minérale riche et équilibrée.

Photopériode	Nombre de jours entre la mise en expérience et l'épiaison ⁽¹⁾		Nombre de plantes épiées Nombre total de plantes	
	Monotalle	Polytalle	Monotalle	Polytalle
24	30.34.--	41.--.--	9/12	3/12
16	29.33.38	40.44.55	6/6	6/6
9	--.--.--	--.--.--	0/12	0/12

(1) Le premier, le deuxième et le troisième nombre indiquent, dans l'ordre, le temps nécessaire à l'épiaison de la première, de la moitié et de la dernière des plantes.

c) Action de la valeur de l'éclairement.

La valeur de l'éclairement est un facteur très variable dans les expériences effectuées en serres car la lumière naturelle, avec ou sans appoint de lumière artificielle de faible intensité, est utilisée. D'autre part, dans les expériences réalisées en "cabinet de croissance" où seule la lumière artificielle est utilisée, bien souvent l'intensité lumineuse est faible. C'est pourquoi nous avons étudié l'influence de la valeur de l'éclairement en maintenant constant les autres facteurs à des valeurs jugées précédemment favorables.

1. Conditions expérimentales.

L'intensité lumineuse étant constante dans les salles à éclairage artificiel du phytotron, des valeurs différentes de l'éclairement sont obtenues à l'aide de toile à ombrer recouvrant des chariots et par la modification des hauteurs des plateaux soutenant les plantes. Les éclairagements sont mesurés à la hauteur des pots en l'absence des plantes, les chariots étant en place, avec un luxmètre WEASTON, l'énergie à l'aide d'un solarimètre JACOBSEN. Le matériel est constitué, soit par des monotalles soit par des polytalles. Six plantes sont

placées par chariot, équipé ou non de son dispositif de réduction de l'éclairement. A l'intérieur de chaque chariot les plantes subissent une permutation d'emplacement chaque semaine. Les niveaux d'éclairement auxquels sont soumis les différents lots sont de 14.000, 9.000, 6.200, 5.100 ou 3.500 lux.

La température est de 17°C, la durée journalière d'éclairement de 16 h, humidité relative de 65 à 70 %, la nutrition minérale la même que dans les expériences précédentes.

2. Résultats.

Entre 14.000 et 9.000 lux toutes les plantes épiant et pratiquement à la même vitesse (Tableau V).

TABLEAU V

Epiaison de monotalles et de polytalles à différentes valeurs d'éclairements.

La température est de 17°C, la photopériode de 16 h, la nutrition minérale riche et équilibrée.

Valeur de l'éclairement (lux)	Energie (erg/cm ² /s)	Nombre de jours entre la mise en expérience et l'épiaison ⁽¹⁾		Nombre de plantes épiées Nombre total de plantes	
		Monotalle	Polytalle	Monotalle	Polytalle
14.000	106.400	30.34.39	41.45.56	6/6	6/6
9.000	68.400	30.36.42	40.46.58	6/6	6/6
6.200	47.120	48.56.--	61.--.--	5/6	2/6
5.100	38.760	77.--.--	86.--.--	1/6	1/6
3.500	26.600	--.--.--	--.--.--	0/6	0/6

(Durée de l'expérience 180 jours)

⁽¹⁾ Le premier, le deuxième et le troisième nombre indiquent, dans l'ordre, le temps nécessaire à l'épiaison de la première, de la moitié et de la dernière des plantes.

A 3.500 lux aucune plante n'épie et leur dissection après 180 jours d'expérience montre des apex morphologiquement végétatifs.

A 6.200 et 5.100 lux seules certaines plantes épient. Le pourcentage de monotalles épiées est plus important que celui des polytalles. Il s'agit là de conditions limites qui font apparaître une hétérogénéité de réponse et une tendance plus florale des monotalles, ce que nous avons déjà constaté pour la température et la longueur du jour.

D'ailleurs, par dissection, on retrouve également des plantes qui n'ont pas épié, mais ont subi un début de différenciation florale de l'apex qui reste bloqué ; à 6.200 lux 1 monotalle et 2 polytalles sont dans cet état et à 5.100 lux 4 monotalles et 2 polytalles.

d) Action de la nutrition minérale.

D'après le travail de CALDER et COOPER (1961), effectué en champ, des Dactyles bien espacés et recevant un apport d'engrais azoté fleurissent l'année du semis, ce qui ne se produit pas lorsqu'ils sont tassés et ne reçoivent pas d'engrais azoté.

Le rôle de la nutrition azotée est donc étudié en fournissant aux plantes différentes doses d'azote nitrique, tout en maintenant constants les autres facteurs externes aux valeurs jugées les plus favorables d'après les expériences précédentes.

Seules les monotalles sont utilisées en raison de l'encombrement des dispositifs expérimentaux et d'une tendance plus florale de ce matériel.

1. Action de différentes concentrations en azote nitrique.

- Technique

Le type de bac réalisé pour chaque chariot est décrit dans le chapitre Matériel et Technique. Six monotalles, également espacées, sont placées dans le bac, sur des gravillons siliceux de 2 à 4 mm de diamètre préalablement lavés à l'acide chlorhydrique. Les plantes développent d'abord leur système de racines dans la couche de gravier de 9 cm d'épaisseur qui repose sur une plaque

perforée de 2.000 trous de 1 mm de diamètre. Cette plaque est à 10 cm du fond du bac qui contient la solution nutritive. Celle-ci est aérée par un tube perforé dans lequel circule l'air comprimé. Le niveau de cette solution est légèrement inférieur à celui de la couche de gravier et chaque jour il est abaissé en-dessous de la plaque perforée pour permettre le ressuyage. Les solutions sont renouvelées chaque semaine.

Cinq bacs sont placés en 16 h d'éclairement d'une valeur de 14.000 lux à 17°C. Ils contiennent respectivement 15-7, 5-3-1 et 0 milliéquivalents d'azote nitrique par litre. Pour toutes ces solutions la concentration en ions PO_4H_2^- , SO_4^{--} , K^+ , Ca^{++} et Mg^{++} , exprimée en milliéquivalents par litre est la suivante : $\text{PO}_4\text{H}_2^- = 1$, $\text{SO}_4^{--} = 2$, $\text{K}^+ = 6$, $\text{Ca}^{++} = 10$, $\text{Mg}^{++} = 2$. Le pH est ajusté à 6 avant utilisation.

La composition en milligrammes par litre est donnée par le Tableau VI.

TABLEAU VI

Composition en milligrammes par litre des solutions nutritives suivant leur concentration en azote nitrique exprimée en milliéquivalents.

Sel \ NO_3^-	15	7,5	3	1	0
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2, 4\text{H}_2\text{O}$	1.172	586	234	78	-
$\text{MgSO}_4, 7\text{H}_2\text{O}$	246	246	246	246	246
KH_2PO_4	136	136	136	136	136
KNO_3	505	252	101	34	-
CaCl_2	-	277	444	518	555
KCl	-	186	298	348	373

L'addition de fer chélaté et d'oligoéléments complète ces solutions, soit en milligrammes par litre : EDTA NaFe, $2\text{H}_2\text{O}$, 41 ; H_3BO_3 , 3 ; $\text{MnSO}_4, \text{H}_2\text{O}$, 1,7 ; $\text{ZnSO}_4, 7\text{H}_2\text{O}$, 0,27 ; $(\text{NH}_4)_6, \text{Mo}_7\text{O}_{24}, 4\text{H}_2\text{O}$, 0,27 ; $\text{CuSO}_4, 5\text{H}_2\text{O}$, 0,13.

- Résultats.

Aux concentrations de 15 ; 7,5 ; 3 méq/l d'azote nitrique la vitesse et l'homogénéité d'épiaison sont pratiquement semblables (Tableau VII), par contre à 1 méq/l l'épiaison est retardée et une des 6 plantes n'a pas épié, quoique disséquée elle présente un apex inflorescentiel. Sur milieu sans azote les monotalles survivent avec un système de racines très développé mais leurs apex restent morphologiquement végétatifs.

TABLEAU VII

Epiaison⁽¹⁾ des monotalles suivant la concentration du milieu en azote nitrique (à 17°C, 16 h sous 14.000 lux).

Concentration du milieu en NO ₃ en méq/l	Nombre de jours entre la mise en expérience et l'épiaison ⁽¹⁾	Nombre de monotalles épiées Nombre total de monotalles
15	30.33.41	6/6
7,5	29.33.39	6/6
3	30.34.42	6/6
1	42.46.--	5/6
0	---.---.---	0/6

(Durée de l'expérience 60 jours)

⁽¹⁾ Le premier, le deuxième et le troisième nombre indiquent dans l'ordre, le temps nécessaire à l'épiaison de la première, de la moitié et de la dernière plante.

Quand les autres facteurs externes sont à des valeurs constantes très favorables, les variations de teneur en azote du milieu nutritif ont donc peu d'influence sur la floraison sauf pour des teneurs de l'ordre de 1 méq/l et au-dessous qui sont limitantes.

2. Diminution de la concentration totale de la solution.

- Technique

Un retard important dans la floraison est observé en utilisant une solution ne contenant qu'un méq de NO₃⁻ par litre. Aussi expérimenterons-nous

en diluant dix fois la solution nutritive du phytotron⁽¹⁾ dont la composition en milligrammes par litre est :

KNO_3 , 274 ; KH_2PO_4 , 137 ; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 274 ; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 137 ; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 1096.

La concentration en fer et en oligoéléments est la même que précédemment. Dans cette expérience trois bacs contenant chacun six plantes sont utilisés. Le premier contient la solution nutritive du phytotron, le deuxième cette solution diluée dix fois, le troisième de l'eau déminéralisée. Ces solutions sont renouvelées chaque semaine.

- Résultat.

La solution nutritive du phytotron utilisée avec le dispositif bac provoque une épiaison aussi rapide et homogène qu'employée par arrosage classique des pots. La solution diluée dix fois retarde l'épiaison et fait apparaître une hétérogénéité de réponse. Après 70 jours d'expérience trois monotalles n'ont pas encore épié (Tableau VIII) mais deux d'entre elles présentent un apex inflorescentiel. Les monotalles cultivées sur eau déminéralisée survivent difficilement et présentent des apex très petits morphologiquement végétatifs.

Les réserves contenues dans une monotalle sont importante et lui permettent de survivre, jusqu'au 70ème jour sur eau déminéralisée, mais non d'épier lorsque les autres facteurs externes sont maintenus constants à des valeurs très favorables pour la floraison. Cependant, il faut une concentration basse en azote (1 méq) pour qu'apparaisse une influence de la nutrition azotée sur la floraison.

⁽¹⁾ Nouvelle solution utilisée, pour l'ensemble du phytotron à partir de janvier 1965 et de composition légèrement différente par rapport à la précédente (p. 39). Aucune différence, dans la rapidité d'épiaison, n'est constatée en comparant ces deux solutions à 17°C en 16 h.

TABLEAU VIII

Épiaison⁽¹⁾ des monotalles suivant la dilution de la solution nutritive type phytotron (à 17°C, 16 h sous 14.000 lux).

Solution	Nombre de jours entre la mise en expérience et l'épiaison ⁽¹⁾	<u>Nombre de monotalles épiées</u> Nombre total de monotalles
Solution phytotron	30.33.38	6/6
Solution phytotron diluée 10 fois	49.54.--	3/6
Eau déminéralisée	--.---.--	0/6

(Durée de l'expérience 70 jours)

(1) Le premier, le deuxième et le troisième nombre indiquent, dans l'ordre, le temps nécessaire à l'épiaison de la première, de la moitié et de la dernière plante.

e) Conclusion.

La floraison peut être obtenue lorsque les différents facteurs externes sont maintenus constants à des valeurs favorables. Il n'est donc pas nécessaire que l'un d'eux ou plusieurs d'entre eux varient au cours de l'expérience.

Le rôle capital de la température pour provoquer la floraison est mis en évidence en 16 h d'éclairement d'une valeur de 14.000 lux et avec une nutrition minérale riche et équilibrée. La plante épie si la température est inférieure ou égale à 17°C. La température de 17°C permet l'épiaison la plus rapide, aussi est-ce à cette température qu'est étudiée l'action des autres facteurs. A 17°C en jours courts (9 h) il n'y a pas d'épiaison et en jours continus seul un certain pourcentage de plantes parvient à épier ; d'autre part, en jours longs de 16 h, la valeur de l'éclairement doit être supérieure à 6.000 lux pour permettre l'épiaison. Ces résultats signifient qu'à 17°C les facteurs longueur du jour et valeur de l'éclairement peuvent être limitants. Aussi déterminerons-nous le rôle de ces facteurs à différentes températures. L'action de la nutrition minérale paraît peu importante ; nous travaillerons donc avec une solution

nutritive de composition constante. Dans toutes les conditions expérimentées la monotalle présente toujours une tendance plus florale et une floraison plus homogène que la polytalle ; la monotalle sera donc seule utilisée.

II - VARIATION INDEPENDANTE DE DEUX FACTEURS.

Dans les expériences précédentes un facteur externe prend différentes valeurs, les autres facteurs étant maintenus constants et à une valeur favorable. Nous étudions ici la variation indépendante de deux facteurs externes, température et longueur du jour puis température et valeur de l'éclairement.

a) Action de la température et de la longueur du jour.

L'action de la température sur la floraison a été précédemment établie en 16 h d'éclairement. Les durées extrêmes de 9 h et de 24 h d'éclairement sont donc choisies.

1. Conditions expérimentales.

Des lots de 6 ou 12 monotalles sont placés à 27°, 24°, 22°, 17°, 12°, 5°, 2° et 0°C en 9 h et en 24 h d'éclairement d'une valeur de 14.000 lux.

2. Résultats.

En jours courts de 9 h les monotalles restent morphologiquement végétatives de 27° à 5°C, cependant à 2° et 0°C toutes les monotalles épient après plus d'un an de culture (Planche IV, 1) mais sans élongation de la tige alors que celle-ci est de 16,3 et 6,2 cm en fin de croissance sous 16 h d'éclairement. La dissection des monotalles, placées en jours courts à 27°, 24° et 22°C, est réalisée après 6 mois de culture et toutes présentent un apex morphologiquement végétatif. Les monotalles placées en jours courts à 17°, 12° et 5°C continuent à produire des feuilles après plus de deux ans de culture.

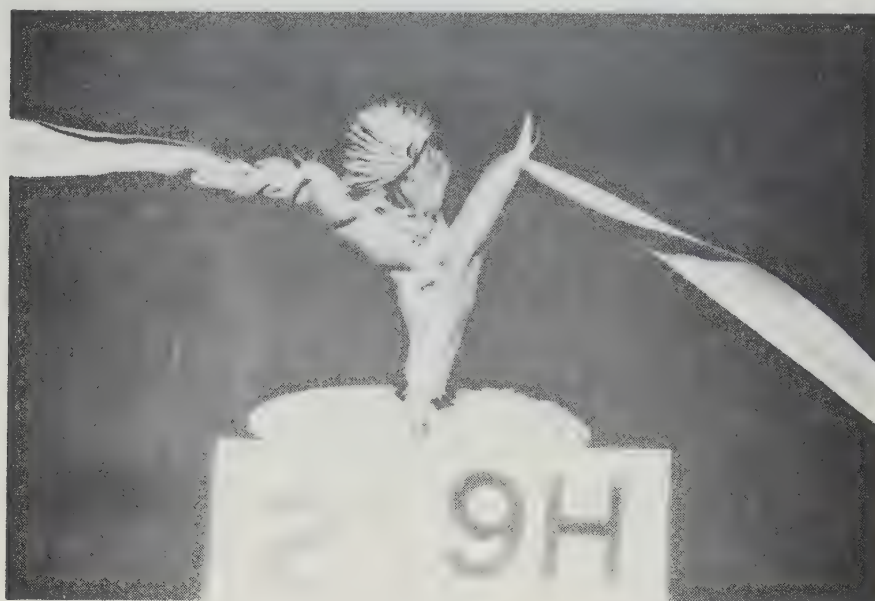
En jours continus de 27° à 22°C toutes les monotalles disséquées après 8 mois de culture présentent des apex morphologiquement végétatifs, à 17°C certaines monotalles épient d'autres pas, à 12°C toutes les monotalles épient

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

Fig. 1. Epiaison à 2°C en jours courts après 388 jours de culture.
Remarquer l'absence d'élongation de la tige.

Fig. 2. Effet externe de l'acide gibbérellique sur les monotalles à 5°C en 9 h.
Allongement des gaines et limbes foliaires, très faible élongation des
entrenœuds.

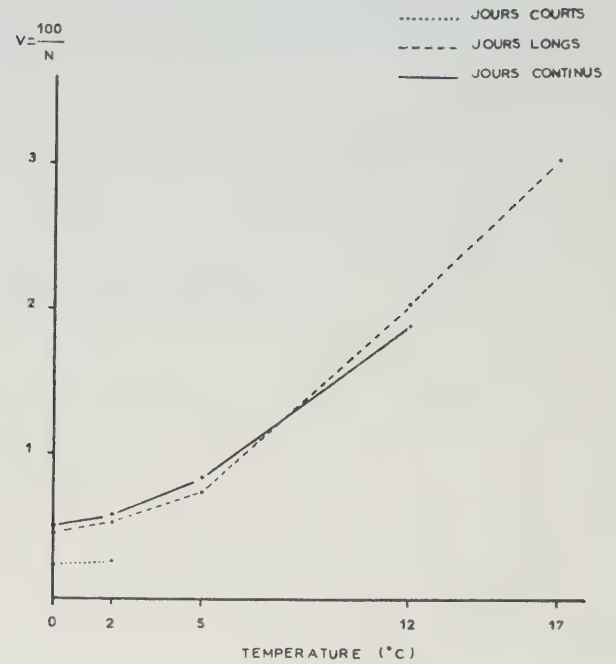
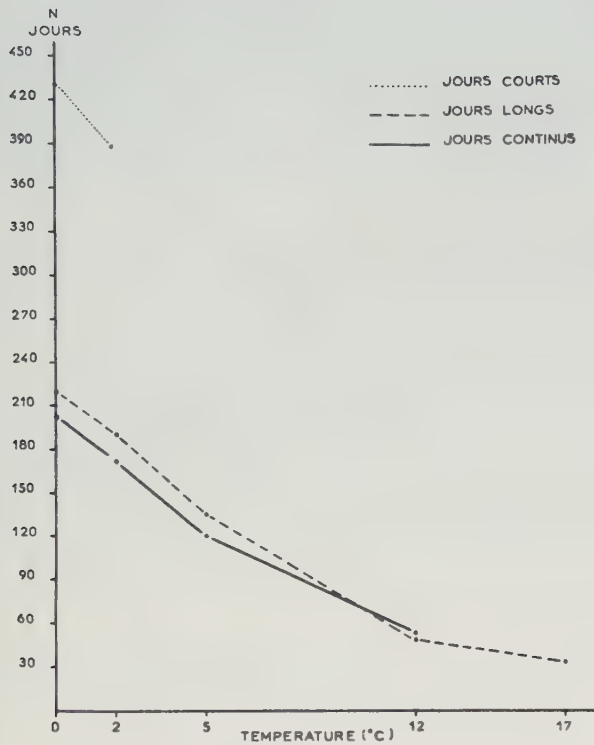
PLANCHE IV



1



2



mais moins rapidement qu'en 16 h (Tableau IX). Par contre à 5°, 2° et 0°C l'épiaison est plus rapide en jours continus qu'en jours longs.

En jours longs de 16 h les résultats ont été obtenus précédemment (Tableau III) et sont reportés dans le Tableau IX.

La représentation graphique de ces résultats (fig. 5 et 6) est effectuée en considérant que l'épiaison se produit uniquement si toutes les monotalles d'un même lot épient. Le nombre de jours nécessaire à l'épiaison (fig. 5) et la vitesse d'épiaison (fig. 6) correspondent alors à ceux de la moitié des monotalles du lot.

b) Action de la température et de la valeur de l'éclairement.

Il n'a pas été possible d'expérimenter avec une gamme étendue de température en raison de l'encombrement des dispositifs et de la durée très longue des expériences aux températures froides. Aussi avons-nous choisi les températures de 17°C et de 12°C en photopériode de 16 h. Les résultats obtenus précédemment à 17°C en 16 h figurent dans le Tableau V.

1. Conditions expérimentales.

Dans la salle à 12°C en photopériode de 16 h, des valeurs différentes d'éclairement sont obtenues à l'aide de toile à ombrer recouvrant ou non le chariot et par la modification des hauteurs des plateaux soutenant les plantes. Les éclaircements sont mesurés en l'absence des plantes. A l'intérieur de chaque chariot celles-ci subissent une permutation d'emplacement chaque semaine.

Les niveaux d'éclairement auxquels sont soumis les lots de 10 monotalles sont : 14.000, 6.200, 5.100 et 3.500 lux.

2. Résultats.

A 12°C toutes les monotalles épiant de 14.000 à 5.100 lux mais à 3.500 seules 2 épiant et les 8 autres disséquées après 160 jours d'expérience présentent des apex morphologiquement végétatifs. Ces résultats comparés avec ceux obtenus à 17°C montrent que la valeur limite de l'éclairement permettant la floraison en photopériode de 16 h diminue avec la température : elle est aux environs de 6.000 lux à 17°C, entre 5.000 et 3.000 lux à 12°C (Tableau X).

TABLEAU X

Épiaison⁽¹⁾ des monotalles suivant la valeur de l'éclairement à 17° et 12°C en photopériode de 16 h.

Température (°C)	Eclairement (lux)		14.000		6.200		5.100		3.500	
17	30.34.39	6/6	48.56.--	5/6	77.--.--	1/6	--.--.--	0/6		
12	43.46.51	10/10	54.57.64	10/10	57.65.81	10/10	85.--.--	2/10		

(1) A chaque valeur d'éclairement et de température, l'épiaison est caractérisée par deux critères : le premier indique le nombre de jours entre la mise en expérience et l'épiaison (le premier, le deuxième et le troisième nombre indiquent, dans l'ordre, le temps nécessaire à l'épiaison de la première, de la moitié et de la dernière des monotalles), le second le nombre de monotalles épiées sur le nombre total.

III - CONCLUSION

Dans ce chapitre la floraison est considérée comme un phénomène unique c'est-à-dire capable de se réaliser ou non pour des valeurs de facteurs externes maintenues constantes pendant toute la durée de l'expérience. La floraison est caractérisée par un critère qualitatif, présence ou absence d'épiaison. Si toutes les monotalles d'un même lot en expérience n'épiaient pas cela signifie qu'il s'agit de conditions limites et, pour simplifier, nous convenons alors de noter l'absence de floraison.

Lorsque l'épiaison a lieu pour toutes les monotalles d'un même lot, elle se réalise après une durée plus ou moins longue. Le temps nécessaire à l'épiaison de la moitié des monotalles du lot constitue alors un caractère quantitatif de la floraison.

Ces conventions étant admises les tableaux XI et XII synthétisent les résultats obtenus.

TABLEAU XI

Nombre de jours nécessaire à l'épiaison⁽¹⁾ des monotalles suivant la température et la photopériode sous 14.000 lux .

Photopériode Température (°C)	9	16	24
27	-	-	-
24	-	-	-
22	-	-	-
17	-	33	-
12	-	49	53
5	-	136	120
2	388	192	171
0	430	220	201

⁽¹⁾ Le nombre indique la durée nécessaire à l'épiaison de la moitié des monotalles uniquement lorsque toutes les plantes du lot épient.

Sous un éclaircissement de 14.000 lux, une température supérieure à 17°C ne permet pas l'épiaison quelle que soit la longueur du jour. A 17°C le Dactyle épie mais uniquement en 16 h. C'est donc une plante de journées longues absolue.

A 12° et 5°C la plante est toujours de journées longues absolue mais les jours continus sont efficaces. A 2° et 0°C, le Dactyle devient une plante de journées longues seulement préférante puisque les jours courts ont une action quoique plus lente.

Il convient de remarquer ici que de 0° à 17°C en 16 h plus la température est élevée plus l'épiaison est rapide, cependant les jours continus ne permettent pas l'épiaison à 17°C. A cette température une certaine durée de période obscure est nécessaire durant le cycle de 24 h. A 12°C l'épiaison est plus rapide en 16 h qu'en 24 h d'éclairement mais c'est l'inverse aux températures plus basses.

TABLEAU XII

Nombre de jours nécessaire à l'épiaison⁽¹⁾ des monotalles suivant la valeur de l'éclairement à 17° et 12°C en 16 h.

Eclairement (lux) Température (°C)	14.000	6.200	5.100	3.500
17	34	-	-	-
12	46	57	65	-

(1) Le nombre indique la durée nécessaire à l'épiaison de la moitié des monotalles uniquement lorsque toutes les plantes du lot épient.

A 17°C en 16 h la valeur de l'éclairement doit être supérieure à 6.000 lux pour permettre l'épiaison mais à 12°C cette valeur limite est de 3.500 lux.

A la température de 17°C, qui permet l'épiaison la plus rapide, le Dactyle présente donc non seulement des exigences strictes de photopériode mais aussi de valeur d'éclairement.

Ces résultats montrent combien la notion d'exigence classique de floraison est relative chez le Dactyle car elle fait intervenir la résultante d'un complexe de facteurs dont les valeurs optimales et limites d'action dépendent les unes des autres. Le facteur température est cependant prépondérant, car lorsque sa valeur s'abaisse les valeurs limites de photopériode et d'éclairement diminuent.

CHAPITRE II

LA FLORAISON RESULTAT DE DEUX PROCESSUS DISTINCTS : L'INDUCTION PRIMAIRE ET L'INDUCTION SECONDAIRE.

Dans le premier chapitre, nous avons envisagé la floraison comme se réalisant ou non sous des conditions externes bien définies et constantes. L'obtention de la floraison suppose, si la mise à fleur se déroule en plusieurs processus, que les exigences propres à chacun d'eux soient satisfaites sous les mêmes conditions externes expérimentées. En 16 h d'éclairement sous 14.000 lux, 17°C représente la valeur optimale mais c'est aussi la limite supérieure de température pour obtenir la floraison de toutes les monotalles d'un même lot. Ce résultat nous conduit à penser que deux processus distincts interviennent.

I - MISE EN EVIDENCE DE DEUX PROCESSUS DISTINCTS POUR LA FLORAISON : ACTION DE DIFFERENTES DUREES DE JOURS COURTS AVANT PASSAGE EN JOURS LONGS A 17°C.

Précédemment le facteur étudié était maintenu constant pour un lot pendant toute la durée de l'expérience. La floraison est maintenant considérée comme le résultat de deux processus successifs, aussi le facteur étudié, ici la photopériode aura-t-il, pour un même lot, deux valeurs différentes au cours de l'expérience.

1. Conditions expérimentales.

Quatre lots de 10 monotalles sont placés en jours courts (9 h, 14.000 lux) à 17°C durant 5, 10, 15 ou 20 jours, puis transportés en jours longs de 16 h à la même température. Deux lots témoins demeurent continuellement soit en jours longs (16 h) soit en jours courts (9 h).

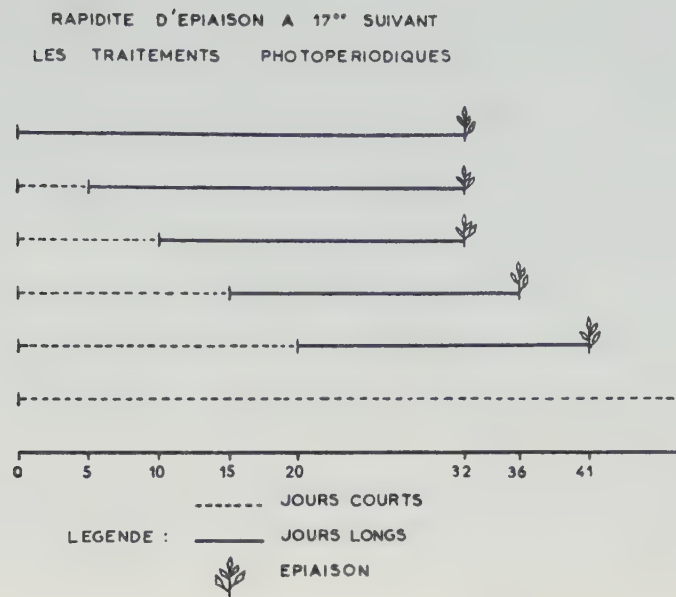


Fig. 7. Nombre de jours nécessaire pour obtenir l'épiation à 17°C de la moitié des monotalles de chaque lot suivant les différents traitements photopériodiques.

2. Résultats.

a) La date d'épiation considérée est celle de la moitié des plantes du lot.

Les lots placés soit continuellement en jours longs, soit en jours courts durant les 5 ou 10 premiers jours épiant au 32ème jour de culture. Les lots placés les 15 ou 20 premiers jours en jours courts ont leur épiation retardée de 4 ou 9 jours (fig. 7 et tableau XIII) par rapport aux lots précédents. Par conséquent une phase préparatoire, appelée induction primaire s'effectue en 10 jours environ aussi rapidement en 9 h qu'en 16 h d'éclairement mais il lui succède une phase réalisatrice appelée, induction secondaire, qui exige obligatoirement les jours longs. Ainsi les monotalles continuellement en jours courts, disséquées, présentent des apex morphologiquement végétatifs.

TABLEAU XIII

Nombre de jours de la mise en expérience à l'épiaison⁽¹⁾, à 17°C suivant la durée de passage préalable en jours courts avant retour en jours longs.

Nombre de jours courts avant passage en jours longs	0	5	10	15	20
Nombre de jours de la mise en expérience à l'épiaison	29-32-36	30-32-36	30-32-36	34-36-37	40-41-42

(1) Le premier, le deuxième et le troisième nombre indiquent, dans l'ordre, le temps nécessaire en jours à l'épiaison de la première, de la moitié et de la dernière des monotalles.

b) L'écart entre le temps nécessaire à l'épiaison de la dernière et de la première monotalle d'un même lot est de 7 ou 6 jours pour les lots placés, soit continuellement en jours longs, soit en jours courts durant les 5 ou 10 premiers jours mais est réduit à 3 ou 2 jours pour les lots placés les 15 ou 20 premiers jours en jours courts (Tableau XIII). Les monotalles d'un même lot ont donc des exigences plus ou moins grandes en induction primaire.

c) Il faut remarquer que l'acquisition de l'induction primaire n'entraîne aucune modification morphologique décelable actuellement dans l'apex. Celui-ci continue à produire des feuilles. Cependant l'acquisition de l'induction primaire peut se mettre en évidence indirectement ; avant elle l'apex était inapte à fleurir, après elle il est devenu capable de fleurir. L'induction secondaire qui provoque et entretient la différenciation morphologique de l'inflorescence peut alors s'effectuer si les conditions externes sont favorables à son accomplissement.

Les expériences du premier chapitre de ce travail ont déterminé les conditions externes communes à la réalisation de ces deux inductions. La difficulté de leur étude provient de ce que la réalisation de l'induction primaire ne peut être mise en évidence que de manière indirecte. Il faut en effet, placer les plantes, supposées avoir subi l'induction primaire, dans des conditions externes permettant seulement la réalisation de l'induction secondaire et voir si la floraison se produit alors ou non.

II - FACTEURS EXTERNES PERMETTANT LA REALISATION DE L'INDUCTION SECONDAIRE.

Nous connaissons les conditions externes communes nécessaires à la réalisation de l'induction primaire et secondaire. Il nous faut donc rechercher les limites entre lesquelles les facteurs externes permettent l'induction secondaire lorsque l'induction primaire seule est totalement réalisée.

a) Action de la température et de la longueur du jour.

L'induction primaire et secondaire s'effectuent en jours longs (16 h, 14.000 lux) de 0° à 17°C et en jours continus de 0° à 12°C. La possibilité de réalisation de l'induction secondaire seule est donc étudiée aux températures plus élevées que 17°C en jours longs et continus.

1. Conditions expérimentales.

Huit lots de 9 monotalles placés à 17°C en photopériode de 9 h subissent durant 1 mois uniquement l'induction primaire puis sont transportés soit à 27°, 24°, 22° ou 17°C en jours longs (16 h) ou en jours continus.

2. Résultats.

L'épiaison s'effectue rapidement à 24°, 22° et 17°C en jours longs ou en jours continus et toutes les monotalles d'un même lot épient pratiquement le même jour montrant ainsi une excellente homogénéité (Tableau XIV). A 27°C toutes les monotalles, disséquées après deux mois de culture, présentent des apex morphologiquement végétatifs en jours longs ou continus.

L'induction secondaire peut donc se réaliser si les jours sont longs ou continus et la température inférieure à 27°C.

TABLEAU XIV

Épiaison⁽¹⁾ des monotalles ayant subi au préalable l'induction primaire suivant la température et la photopériode (éclairage constant de 14.000 lux).

Photopériode Température (°C)	16	24
27	---.---.---	---.---.---
24	17.18.18	16.17.17
22	18.18.18	17.17.18
17	20.21.21	19.19.20

(1) Le premier, le deuxième et le troisième nombre indiquent, dans l'ordre le temps nécessaire en jours à l'épiaison de la première, de la moitié et de la dernière des monotalles.

b) Action de la température et de la valeur de l'éclairage.

L'induction primaire et secondaire s'effectuent en jours longs de 16 h si la valeur de l'éclairage est supérieure à 6.200 lux pour la température de 17°C et à 3.500 lux pour 12°C. La possibilité de réalisation de l'induction secondaire seule est étudiée à ces valeurs d'éclairage limite.

1. Conditions expérimentales.

Six lots de 6 monotalles, placés à 17°C en photopériode de 9 h sous 14.000 lux durant 1 mois, subissent uniquement l'induction primaire puis sont transportés aux températures de 17° ou 12°C en 16 h d'éclairage d'une valeur de 6.200, 5.100 ou 3.500 lux.

2. Résultats.

Lorsque les monotalles ont acquis au préalable l'induction primaire la réduction de la valeur de l'éclairage à 17° ou 12°C retarde l'épiaison mais ne l'empêche pas (Tableau XV). Les valeurs limites de 6.200 lux à 17°C ou de

photopériode. Il en résulte donc que température, photopériode et valeur de l'éclairement agissent corrélativement sur l'induction primaire.

Sous 14.000 lux cette induction primaire peut s'effectuer en jours longs ou en jours courts de 0° à 17°C. La durée nécessaire à l'acquisition de cette induction est recherchée à ces températures en jours courts, longs et continus.

A 22° et 24°C l'induction primaire n'a pas lieu en jours continus quelles que soient leurs durées d'action, aussi expérimenterons-nous à ces températures en jours courts sur de longues durées.

La méthode utilisée consiste à faire subir à la monotalle un traitement, supposé provoquer l'induction primaire, puis à la placer à 24°C, 16 h conditions sous lesquelles seule l'induction secondaire peut se réaliser pendant la durée de l'expérience.

a) Action sur l'induction primaire de diverses durées de températures froides et fraîches à différentes photopériodes.

Les expériences réalisées font varier indépendamment et simultanément trois facteurs : la durée, la température et la photopériode.

1. Conditions expérimentales.

Soixante lots de 5 monotalles sont constitués : 12 lots sont placés à chacune des températures 0°, 2°, 5°, 12° et 17°C. A chaque température, 4 lots sont placés en jours continus, en jours longs et en jours courts. Chaque lot reste dans ces conditions 5, 10, 15 ou 20 jours avant d'être placé à 24°C en 16 h.

Deux mois après ce passage à 24°C les monotalles qui n'ont pas épié sont disséquées.

2. Résultats.

- A 17°C, 15 jours de jours courts ou de jours longs sont suffisants pour permettre à l'induction primaire de s'effectuer complètement. Par contre, en jours continus, celle-ci ne se réalise pas pour toutes les monotalles même en 20 jours (Tableau XVI).

TABLEAU XVI

Nombre de monotalles initiées et épiées⁽¹⁾, suivant la durée de passage préalable sous différentes photopériodes à 17°C, après retour à 24°C, 16 h.

Durée en jours \ Photopériode	5	10	15	20
9	0 0	4 3	5 5	5 5
16	0 0	4 2	5 5	4 5
24	0 0	1 0	1 1	4 3

(1) A chaque durée et photopériode correspondent deux nombres. Pour un lot de 5 plantes le premier indique le nombre de monotalles initiées, épiées ou non, le second correspond au nombre de monotalles épiées normalement.

- A 12°C, après 20 jours, l'induction primaire est réalisée quelle que soit la photopériode. Cependant les résultats obtenus au 15ème jour suggèrent une action moins efficace des jours continus (Tableau XVII).

- Un prétraitement de 5, 10, 15 ou 20 jours, quelle que soit la photopériode à 5°, 2° ou 0°C n'est pas suffisant pour permettre l'initiation florale à 24°C, 16 h. Il faut noter que dans cette expérience le choc thermique est particulièrement important puisqu'avant et après l'action des températures froides les plantes sont à 24°C.

En conclusion, l'induction primaire s'effectue assez rapidement à 17° et 12°C en jours courts et en jours longs. Cependant en jours continus, à 17°C l'induction primaire ne se réalise pas pour toutes les monotalles, à 12°C son acquisition est moins rapide qu'en jours courts. Aux températures froides de 5°, 2° et 0°C une durée de plus de 20 jours est nécessaire à l'accomplissement de l'induction primaire.

TABLEAU XVII

Nombre de monotalles initiées et épiées⁽¹⁾, suivant la durée de passage préalable sous différentes photopériodes à 12°C, après retour à 24°C, 16 h.

Durée en jours Photopériode	5	10	15	20
9	0 0	3 2	5 4	5 5
16	0 0	1 1	4 3	5 5
24	0 0	3 1	4 2	5 5

(1) A chaque durée et photopériode correspondent deux nombres. Pour un lot de 5 plantes le premier indique le nombre de monotalles initiées, épiées ou non, le second correspond au nombre de monotalles épiées normalement.

b) Action sur l'induction primaire de différentes durées de températures tiède et chaude en jours courts.

L'action de longues durées de photopériodes courtes (9 h), aux températures de 22°, 24° et 27°C sur l'induction primaire est seule étudiée. En effet, à ces températures, cette induction ne s'effectue ni en jours continus ni en jours longs sauf pour quelques monotalles d'un même lot à 22°C, 16 h.

1. Conditions expérimentales.

A chaque température de 22°, 24° et 27°C en jours courts sont placés 3 lots de 10 monotalles durant 4, 5 ou 6 semaines puis transportés en jours longs à 24°C.

Un lot témoin demeure continuellement en jours longs à 24°C.

2. Résultats.

Après 3 mois de culture les 10 monotalles du lot témoin, continuellement en jours longs à 24°C, disséquées présentent toutes un apex morphologiquement végétatif.

Un certain nombre de monotalles, ayant subi au préalable 4 semaines de jours courts à 22° ou 24°C épiant mais anormalement ; des talles végétatives se développent sur l'inflorescence. Cependant un prétraitement de 5 semaines à 22°C est suffisant pour obtenir une épiaison normale alors que 6 semaines sont nécessaires à 24°C (Tableau XVIII). Quelle que soit la durée du prétraitement à 27°C les monotalles, disséquées en fin d'expérience, présentent des apex morphologiquement végétatifs.

TABLEAU XVIII

Nombre de monotalles initiées et épiées⁽¹⁾, après retour à 24°C, 16 h, suivant la durée préalable de passage en jours courts à 22°, 24° ou 27°C.

Durée en jours Température (°C)	28	35	42
22	10 8 ⁺	10 10	10 10
24	8 5 ⁺	10 6 ⁺	10 10
27	0 0	0 0	0 0

(Durée de l'expérience 86 jours)

(1) A chaque durée de prétraitement aux différentes températures correspondent deux nombres. Pour un lot de 10 plantes ; le premier indique le nombre de monotalles initiées, épiées ou non, le second correspond au nombre de monotalles épiées. Le signe + signifie la présence d'inflorescences présentant des talles végétatives.

c) Conclusion.

La réalisation de l'induction primaire est sous la dépendance d'une interaction de facteurs externes : température, photopériode, valeur de l'éclairement. La température de 17°C représente une valeur optimale si la photopériode et l'éclairement ont une valeur favorable. Aux températures inférieures l'action des autres facteurs externes diminue, aux températures supérieures (22° et 24°C) seules de longues durées de jours courts permettent l'induction primaire.

IV - MECANISME DE LA FLORAISON.

a) Les résultats obtenus, avec notre type de matériel : la monotalle, permettent de dégager les conclusions suivantes :

1) Il existe deux inductions, l'une primaire (préparatoire), l'autre secondaire (réalisatrice). Chacune d'elles peut s'effectuer entre des limites corrélatives différentes de facteurs externes. Ainsi certaines conditions externes peuvent permettre la réalisation successive des deux inductions, d'autres uniquement de l'une d'entre elles.

L'induction primaire dépend d'une interaction : température, photopériode, valeur de l'éclairement, l'induction secondaire est essentiellement sous contrôle photopériodique.

2) Lorsque les conditions externes sont favorables à la réalisation de l'induction secondaire, celle-ci s'effectue uniquement si l'induction primaire a atteint un niveau défini.

Une synthèse des résultats est fournie par le Tableau XIX.

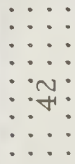
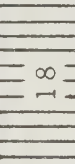
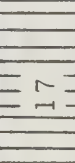
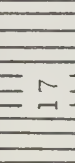
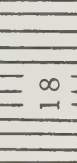
b) Une comparaison hydraulique permet de rendre compte des résultats (fig. 8).

Un captage d'eau de ruissellement arrive dans un bac de stockage.

De celui-ci part à une hauteur définie (H) une canalisation de distribution. L'eau dans ce bac doit donc atteindre un niveau supérieur à H avant de pouvoir être distribuée. Deux vannes A et B l'une sur le tuyau d'admission l'autre sur la

TABEAU XIX

Possibilités de réalisation de l'induction primaire et secondaire ou seulement de l'une d'entre elles suivant la température et la photopériode sous 14.000 lux.

Photopériode Température	9	16	24
27			
24			
22			
17			
12			
5			
2			
0			

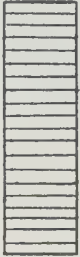
Aucune induction ne s'effectue



Seule l'induction primaire se réalise.
Les chiffres représentent le nombre de jours nécessaire à son acquisition.



Seule l'induction secondaire peut s'effectuer, lorsque l'induction primaire a eu lieu au préalable.
Les chiffres indiquent alors le nombre de jours nécessaire à l'épiaison.



Les inductions primaire et secondaire s'effectuent.
Les chiffres indiquent le nombre de jours nécessaire à l'épiaison (acquisition de l'induction primaire puis secondaire).



L'utilisation de ce tableau permet d'obtenir le temps nécessaire à l'épiaison suivant la température et la photopériode sous 14.000 lux.
Dans la zone blanche des chiffres indiquent ce temps (induction primaire et secondaire s'y réalisent).
Dans la zone en pointillé seule l'induction primaire se réalise et l'épiaison ne peut être obtenue sous ces conditions.
Il faut obligatoirement passer dans la zone blanche ou hachurée.

canalisation de distribution peuvent bloquer soit l'arrivée soit le départ de l'eau du réservoir.

La présence d'eau de ruissellement représente la maturité de floraison (fin de l'âge juvénile) qui est toujours atteinte avec notre matériel (monotalle ayant de 9 à 13 feuilles). Le passage de l'eau du captage dans le bac de stockage constitue l'induction primaire (phase préparatoire). La distribution de l'eau représente l'induction secondaire (phase réalisatrice) qui provoque et entretient la différenciation de l'inflorescence. Seule la quantité d'eau contenue dans le bac au-dessus du niveau H peut être distribuée.

Les facteurs externes : photopériode, température, valeur de l'éclairement agissent corrélativement mais avec des coefficients d'action différents sur l'ouverture des vannes A et ou B permettant ainsi aux inductions de se réaliser ou non.

c) Cette comparaison du mécanisme de la floraison à un système de distribution d'eau commandé par les facteurs externes rend le mieux compte des résultats expérimentaux. Ce schéma théorique nous permet de provoquer un engagement dans la voie florale d'une intensité voulue puis un retour au fonctionnement végétatif.

En jouant sur les facteurs externes, nous pouvons agir de différentes façons.

1. Action au niveau de l'induction primaire, l'induction secondaire pouvant se réaliser totalement. La vanne B est entièrement ouverte et l'on ouvre A, soit entièrement pendant une durée juste nécessaire pour atteindre dans le bac un niveau supérieur à H, soit très partiellement durant une longue durée.

2. Action au niveau de l'induction secondaire, l'induction primaire étant totalement réalisée au préalable. Ouvrir A pendant une durée très suffisante pour remplir complètement le bac. B étant fermée. On ouvre alors la vanne B, soit complètement mais pendant une courte durée, soit très partiellement durant une longue durée.

Le chapitre IV sera consacré à cette étude.

MECANISME THEORIQUE DE LA FLORAISON

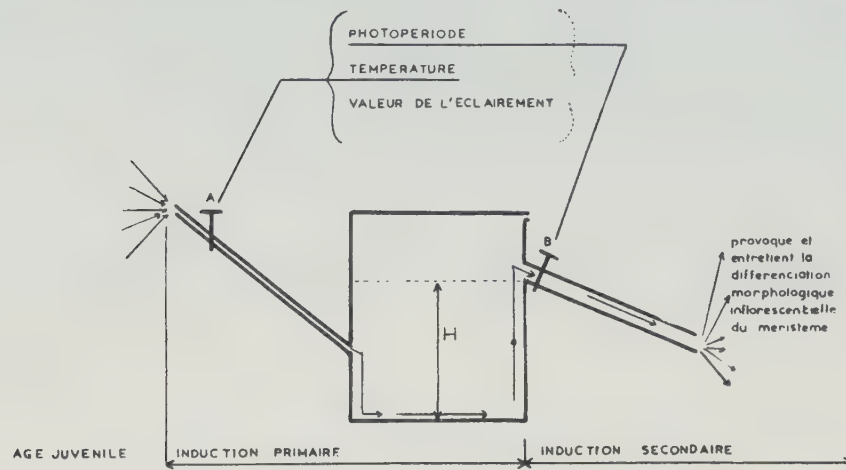


Fig. 8. Mécanisme théorique de l'influence des facteurs externes sur la floraison.

CHAPITRE III

ESSAIS D'INTERPRETATION DU MODE D'ACTION DES FACTEURS EXTERNES.

Pour tenter de voir comment les facteurs externes pourraient agir sur les réactions internes du Dactyle, des expériences sont réalisées en vue d'étudier : le rôle de lumières complémentaires après 9 h d'éclairement à 14.000 lux (période trophique), l'action des températures élevées et de l'acide gibbérélique.

I - ACTION DE LUMIERES COMPLEMENTAIRES APRES LA PERIODE TROPHIQUE.

Les travaux de BORTHWICK et PARKER (1938) sur une plante de jours courts et ceux de WITHROW et BENEDICT (1939) sur des plantes de jours longs ont montré que si la période trophique est suffisante, un éclaircissement de très faible valeur la prolongeant produit un effet photopériodique.

La qualité de la lumière intervient et, en général, le rouge clair est efficace s'il prolonge l'éclairement trophique ou même s'il est donné uniquement pendant une heure au milieu de la nuit (BORTHWICK et HENDRICKS, 1960).

Cet éclaircissement de faible valeur agit sur un pigment "le phytochrome" qui existe sous deux formes interconvertibles par la lumière, l'absorption maximum des deux formes est à 660 et 730 nm.

Après une période trophique de 9 h sous 14.000 lux il est donné en complément soit 15 h de lumière incandescente de faible intensité soit au milieu de la nuit une heure d'interruption par du rouge clair. Les expériences sont réalisées tout d'abord en considérant la floraison comme un phénomène unique puis en examinant si l'action de ces lumières d'appoint se situe au niveau de l'induction primaire ou secondaire.

a) Action sur la floraison considérée comme un phénomène unique.

1. Conditions expérimentales.

Quatre lots de 6 monotalles sont placés dans différentes conditions d'éclairement à chacune des températures suivantes : 17°, 12° et 5°C.

Le premier est soumis à 9 h de lumière intense (14.000 lux, 106.400 ergs/cm²/s) prolongée par 15 h de lumière incandescente de faible intensité 12.700 ergs/cm²/s., 40 lux.

Le second reçoit 9 h de lumière intense et une heure de rouge clair (760 ergs/cm²/s) entre la 6ème et 7ème heure de nuit.

Les troisième et quatrième lots constituent les témoins et sont placés continuellement en lumière intense pendant 16 h ou 24 h.

2. Résultats.

A 17°C, en 9 + 15, les monotalles disséquées, après 120 jours de culture, présentent toutes des méristèmes morphologiquement végétatifs alors qu'en 24 h 4/6 parviennent à épier. En 9 + R, l'épiaison se produit pour toutes les monotalles mais beaucoup plus lentement qu'en 16 h et les tiges sont très courtes en fin de croissance (9,2 cm au lieu de 41,6 cm en 16 h).

A 12°C, en 9 + 15, toutes les monotalles épient mais plus lentement qu'en 16 h et en 24 h. En 9 + R l'épiaison se produit mais très lentement et les tiges sont très courtes en fin de croissance (7,8 cm au lieu de 36,6 cm en 16 h).

A 5°C l'épiaison est plus rapide en 24 h mais se produit en même temps en 16 h et en 9 + 15.

Ces résultats montrent (Tableau XX) qu'à 17°C l'action de la lumière incandescente seule, prolongeant entièrement l'éclairement trophique, ne permet aucune floraison alors qu'une lumière complète produit 65 % de floraison. Cependant cette action inhibitrice du 9 + 15 disparaît à 12° et 5°C.

En 9 + R la floraison se produit mais est retardée par rapport au témoin en 16 h quelle que soit la température et les tiges sont très courtes. Il est donc possible par action du rouge clair au milieu de la nuit de dissocier partiellement l'élongation de la tige et la floraison.

TABLEAU XX

Epiaison⁽¹⁾ des monotalles suivant la qualité de l'éclairement complémentaire et la température.

Photopériode Température	24	9 + 15	16	9 + R
17	28.31.--	---.---.---	28.34.36	48.53.60
12	46.53.61	58.76.103	46.50.57	84.99.114
5	92.114.118	127.136.147	127.136.148	Expérience non réalisée

(1) Le premier, le second et le troisième nombre indiquent dans l'ordre le nombre de jours nécessaire à l'épiaison de la première, de la moitié et de la dernière des monotalles.

b) Action sur l'induction secondaire.

Cette action est étudiée uniquement à la température "seuil" de 17°C pour voir si 9 + 15 bloque l'induction primaire ou secondaire.

Trois lots de 6 monotalles subissent, au préalable, l'induction primaire durant 1 mois en jours courts à 17°C. Chaque lot est alors placé à 17°C soit en 9 + 15, soit en 9 + R, soit en 16 h (témoin) pour voir si l'induction secondaire peut se réaliser et à quelle vitesse.

TABLEAU XXI

Epiaison⁽¹⁾ des monotalles, après induction primaire, suivant la qualité de l'éclairement complémentaire à 17°C.

Photopériode	16	9 + 15	9 + R
Durée en jours pour atteindre l'épiaison	21.22.22	25.27.30	39.43.48

(1) Le premier, le second et le troisième nombre indiquent dans l'ordre le nombre de jours nécessaire à l'épiaison de la première, de la moitié et de la dernière des monotalles.

Lorsque les monotalles ont reçu l'induction primaire, l'épiaison peut

s'effectuer en 9 + 15 mais moins rapidement qu'en 16 h, en 9 + R l'épiaison est lente.

c) Action sur l'induction primaire.

Trois lots de six monotalles sont placés durant un mois à 17°C soit en 9 + 15, 9 + R ou 9 h (témoin) puis transportés à 24°C en 16 h où seule l'induction secondaire peut se réaliser.

TABLEAU XXII

Epiaison⁽¹⁾ des monotalles à 24°C en 16 h, après une induction primaire supposée, suivant la qualité de l'éclairement préalable.

Photopériode préalable	9	9 + 15	9 + R
Durée en jours pour atteindre l'épiaison à 24°C en 16 h.	18.18.19	---.---.---	18.19.21

(1) Le premier, le second et le troisième nombre indiquent dans l'ordre le nombre de jours nécessaire à l'épiaison de la première, de la moitié et de la dernière des monotalles.

A 17°C l'induction primaire se réalise aussi rapidement en 9 h qu'en 9 + R mais ne peut s'effectuer en 9 + 15.

d) Conclusion.

1. Action sur l'induction primaire.

A 17°C un appoint de 15 h de lumière incandescente (12.700 ergs/cm²/s., 40 lux) après une période trophique de 9 h ne permet pas à l'induction primaire de s'effectuer alors qu'en jours continus de lumière intense et complète 65 % des monotalles l'acquièrent. Cependant si la température s'abaisse l'induction primaire peut s'effectuer entièrement en 9 + 15. La forte proportion de rouge sombre, prolongeant entièrement la période trophique, empêcherait donc la réalisation de l'induction primaire à 17°C mais non aux températures plus basses.

L'interruption du milieu de la nuit par 1 heure de rouge clair permet à l'induction primaire de se réaliser à 17°C aussi rapidement qu'en 9 h ou 16 h.

Pour expliquer ces faits on peut admettre, à titre d'hypothèse, que l'induction primaire est sous la dépendance d'un équilibre de pigments commandé par la qualité, la durée de la lumière et la température.

2. Action sur l'induction secondaire.

Si l'induction primaire a eu lieu, au préalable, l'induction secondaire se réalise en 9 + 15 comme en 9 + R mais moins rapidement qu'en 16 h. L'induction secondaire semble donc être essentiellement sous la dépendance d'un pigment du type "phytochrome" à laquelle s'ajoute une action photosynthétique propre qui agit sur l'élongation de la tige et la rapidité d'épiaison.

II - ACTION DES TEMPERATURES ELEVEES.

Nous avons montré que les induction primaire et secondaire peuvent s'effectuer en 16 h d'éclairement de 14.000 lux uniquement si la température est inférieure ou égale à 17°C. Cependant, une longue durée de jours courts à 22° et même à 24°C permet à l'induction primaire de se réaliser et le passage ensuite en journées longues à 24°C provoque l'induction secondaire. Il n'en est pas de même à 27°C où l'induction primaire ne s'effectue pas quelle que soit la photopériode.

Il faut donc étudier si l'induction primaire acquise au préalable, peut cependant s'y conserver.

20 monotalles, placées au préalable à 17°C en 9 h d'éclairement durant 1 mois, sont transportées à 27°C, en 16 h d'éclairement durant 2 mois.

10 monotalles sont disséquées, après ces 2 mois à 27°C et présentent des apex morphologiquement végétatifs.

Les 10 autres sont replacées à 17°C, 16 h, conditions optimales pour la floraison, leur épiaison s'échelonne du 30ème au 39ème jour. Ainsi, la température de 27°C non seulement ne permet la réalisation ni de l'induction primaire ni de l'induction secondaire mais elle entraîne aussi la perte de l'induction primaire acquise au préalable.

III - ACTION DE L'ACIDE GIBBERELLIQUE

L'acide gibbérellique remplace la vernalisation (induction primaire) chez Hyoscyamus niger L. (LANG, 1956) mais non chez des variétés bisannuelles de Beta vulgaris L. (MARGARA, 1960) ou d'Oenothera biennis L. var. "sulfurea" (PICARD, 1965).

D'autre part, l'acide gibbérellique permet la floraison en jours courts de certaines plantes de journées longues comme Rudbeckia speciosa L. (HARADA, 1962) agissant ainsi sur l'induction secondaire.

Cette substance de croissance est donc utilisée pour essayer de provoquer l'induction primaire ou secondaire sous des conditions externes qui ne permettent pas leur réalisation.

a) Essais de remplacement de l'induction secondaire.

1. Conditions expérimentales.

Trois lots de 24 monotalles subissent l'induction primaire (1 mois de jours courts à 17°C) puis sont placés à 5°, 17° ou 22°C en dyspériode (9 h).

A chaque température, les 24 monotalles sont partagées en 4 sous-lots de 6 : A, B, C, D. Chaque monotalle reçoit toutes les semaines et durant 5 semaines 0,25 ml d'une solution d'acide gibbérellique soit à 10^{-4} g/ml (sous-lots A) soit à 5×10^{-4} g/ml (sous-lots B) soit à 10^{-3} g/ml (sous-lots C). Les sous-lots D constituent les témoins et reçoivent de l'eau distillée.

L'acide gibbérellique utilisé provient des laboratoires "Nutritional Biochemical Corporation" ; la quantité totale distribuée par monotalle est de 125 µg pour les sous-lots A, 625 µg pour les sous-lots B et 1250 µg pour les sous-lots C. L'application de l'acide gibbérellique s'effectue avec une micro-seringue entre les gaines et à la surface inférieure des limbes foliaires.

2. Résultats.

A 22° et à 17°C, quelle que soit la dose utilisée les monotalles disséquées après 3 mois de culture, présentent toutes des apex morphologiquement végétatifs et comparables à ceux du témoin quoique plus allongés. Les gaines et les limbes

foliaires des plantes traitées sont très allongés et d'un vert clair, mais il n'y a pratiquement pas d'élongation des entrenœuds.

A 5°C, (Planche IV, 2) la moitié des monotalles de chaque sous-lot sont disséquées après 3 mois. Les apex des sous-lots A, B, C sont allongés et présentent quelques primordiums floraux, alors que ceux du sous-lot D (témoin) sont tous morphologiquement végétatifs. Les monotalles conservées des sous-lots A, B, C "éclatent" au 4ème mois de culture c'est-à-dire que les primordiums floraux formés ont évolué en talles végétatives et ceci d'autant plus que la dose d'acide gibbérellique distribuée a été plus forte.

Ces résultats montrent que l'acide gibbérellique, aux doses utilisées ne remplace pas l'induction secondaire à 22° et 17°C, par contre à 5°C elle provoque l'apparition de quelques primordiums floraux, mais ceux-ci évoluent végétativement. Cependant, il faut remarquer que les monotalles cultivées en jours courts à + 2°C épiant normalement après plus d'un an de culture (chapitre II).

L'acide gibbérellique ne remplace pas l'induction secondaire sauf aux conditions limites provoquant seulement un début de différenciation florale.

b) Essai de remplacement de l'induction primaire.

Deux lots de 6 monotalles sont placés à 24°C en 16 h, condition où seule l'induction secondaire peut se réaliser. Chaque plante du premier lot reçoit comme précédemment 0,25 ml d'une solution d'acide gibbérellique à 10^{-3} g/ml, tous les 7 jours pendant 5 semaines. L'autre lot témoin reçoit de l'eau distillée.

Après deux mois de culture, les monotalles sont disséquées et présentent toutes des méristèmes morphologiquement végétatifs.

L'acide gibbérellique ne remplace donc pas l'induction primaire.

CHAPITRE IV

OBTENTION DU RETOUR AU FONCTIONNEMENT VEGETATIF DE L'APEX
INFLORESCENTIEL A DIVERS STADES DE SON DEVELOPPEMENT.

Le mécanisme précis de la floraison a été établi au chapitre II, il est donc théoriquement possible de l'interrompre et ainsi de rétablir un fonctionnement végétatif.

Le terme inflorescence, utilisé ici, désigne l'apex de la monotalle dès que celui-ci présente des "doubles-rides" ; pour arriver à ce stade l'induction primaire doit avoir atteint au minimum le niveau H (fig. 8) et l'induction secondaire avoir commencé à s'effectuer. Un fonctionnement végétatif peut alors s'installer dans l'inflorescence si l'une des inductions est incomplète. Ainsi, pour le provoquer il faut agir soit sur l'induction primaire soit sur l'induction secondaire. Dans ces deux cas il y a encore deux possibilités d'intervention :

1) placer les plantes, pendant une longue durée, dans des conditions externes limites pour la réalisation d'une induction.

2) placer les plantes, pendant une courte durée, dans des conditions externes très favorables à la réalisation d'une induction puis l'interrompre avant qu'elle ne soit complète.

I - CLASSIFICATION DES DIFFERENTS TYPES D'INFLORESCENCES ANORMALES OBTENUES.

1) type A : éclatement (Planche V, 1).

Quelques doubles-rides apparaissent sur l'apex. Celles-ci au lieu d'évoluer en axe primaire d'inflorescence produisent chacune une talle végétative. Extérieurement, cela se traduit par l'absence d'apparition de nouvelles feuilles puis brusquement les gaines des anciennes feuilles éclatent et laissent apparaître 4 à 5 talles. Celles-ci demeureront toujours végétatives. Les entre-

noeuds de la tige et de l'axe de l'inflorescence ne s'allongent pas.

2) type B : ramifications primaires (Planche V, 2).

Les ramifications primaires sont formées mais demeurent très courtes. Les primordiums de ramification secondaire produisent des talles végétatives qui présentent parfois à leur base deux glumes transparentes. La tige s'allonge très peu (1, 2 cm) et l'axe principal de l'inflorescence mesure environ 4 cm. Le grand nombre de talles formées s'enracinent et demeurent végétatives.

3) type C : ramifications primaires et secondaires (Planche V, 3 et Planche VI, 1).

Ces ramifications sont formées. Les primordiums de ramification tertiaire produisent deux glumes transparentes, mais au lieu de donner des fleurs fonctionnent végétativement. Seuls évoluent ainsi les primordiums de la partie moyenne et supérieure de l'inflorescence, ceux de la partie inférieure avortent. La tige s'allonge peu (2, 7 cm) mais l'axe principal de l'inflorescence mesure environ 12 cm. Cependant cet état est instable car environ 20 % des talles après avoir formé 6 à 7 feuilles produisent, en dyspériode, une petite inflorescence comportant de 12 à 23 épillets.

Ainsi pour ces 3 types d'inflorescences A, B et C il y a un retour complet de l'inflorescence à l'état végétatif.

4) type D : inflorescence présentant un retour partiel mais important à l'état végétatif (Planche V, 3 et Planche VI, 2).

Des épillets se forment sur les ramifications tertiaires et quaternaires et beaucoup d'entre eux, environ 70 %, évoluent normalement. Cependant un certain nombre d'épillets, après avoir donné deux glumes et même parfois une ou deux fleurs, évoluent en talles végétatives. Ces talles, soit resteront toujours végétatives (40 % environ), soit, après avoir formé 6 à 7 feuilles, produiront une petite inflorescence. Cependant les talles toujours végétatives, alimentées par les ramifications, se multiplient et finissent par former une touffe perchée entièrement végétative.

EXPLICATION DE LA PLANCHE V

Fig. 1. Inflorescence de type A "éclatement".

On remarque au centre trois jeunes talles dont la croissance a fait s'écarter les gaines de feuilles qui les entourent.

Fig. 2. Inflorescence de type B "ramifications primaires".

Fig. 3. De gauche à droite inflorescence de type C (ramifications primaires et secondaires), de type D (inflorescence présentant un retour partiel mais important à l'état végétatif), de type E (inflorescence présentant un retour partiel peu important à l'état végétatif).

PLANCHE V



1



2



3

EXPLICATION DE LA PLANCHE VI

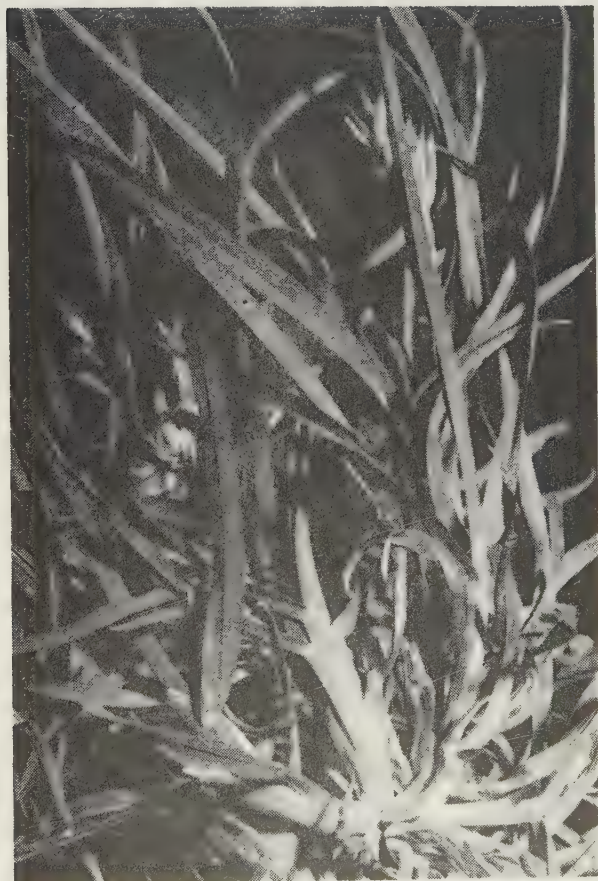
Fig. 1. Détail d'une inflorescence de type C. Les talles prennent naissance à la place des ramifications tertiaires. Dans la partie supérieure on remarque des glumes transparentes.

Fig. 2. Détail d'une portion d'inflorescence de type D.

PLANCHE VI



1



2

Il faut signaler ici que si la tige de l'inflorescence est courbée de façon à reposer sur la vermiculite, les talles formées s'enracinent et aucune d'entre elles ne produit alors une petite inflorescence.

5) type E : inflorescence présentant un retour partiel peu important à l'état végétatif (Planche V, 3 et Planche VII, 1).

L'inflorescence se forme normalement mais un ou deux épillets situés à la base d'un "glomérule"⁽¹⁾ évoluent végétativement. Il y a ainsi 6 à 10 talles végétatives par inflorescence. D'autres épillets, après avoir donné 3 fleurs, produisent sans ou avec deux feuilles intermédiaires une petite inflorescence comportant de 6 à 15 épillets.

II - ACTION SUR L'INDUCTION PRIMAIRE.

Nous avons vu précédemment que l'induction primaire doit atteindre un certain "niveau" avant que l'induction secondaire puisse commencer à se réaliser. La méthode consiste donc à donner une induction primaire juste suffisante au départ de l'induction secondaire mais ne lui permettant pas de s'entretenir.

a) Longue durée d'action, à une valeur limite de facteurs agissant sur l'induction primaire.

1 - La température.

A 22°C en jours longs de 16 h, l'induction primaire s'effectue très lentement et seulement pour quelques individus alors que l'induction secondaire peut se réaliser facilement pour tous.

20 monotalles, placées dans ces conditions, présentent après 5 mois de culture les différents types d'inflorescences suivants : 6 monotalles fleurissent normalement, 2 appartiennent au type E, 1 au type D, 1 au type C, 2 au type A, 9 présentent des apex morphologiquement végétatifs.

(1) Le terme "glomérule", ici utilisé, signifie un groupe compact d'épillets.

Une répétition de cette expérience portant sur 6 monotalles donnent les résultats suivants : 2 fleurissent normalement, 1 appartient au type E, les 3 autres présentent des apex morphologiquement végétatifs.

2- La photopériode.

A 17°C, en 16 h d'éclairement de 14.000 lux, toutes les monotalles épient mais nous avons vu qu'il n'en était pas de même en jours continus (Chapitre I).

12 monotalles, placées durant 4 mois à 17°C, en jours continus, donnent les résultats suivants : 8 épient normalement, 1 appartient au type B, 1 au type C, 2 présentent des apex morphologiquement végétatifs.

b) Interruption de l'induction primaire.

La méthode consiste à donner l'induction primaire pendant différentes durées, puis à placer les monotalles dans des conditions permettant uniquement la réalisation de l'induction secondaire. Ces expériences ont été effectuées au Chapitre II mais les différents types d'inflorescences anormales obtenues n'ont pas été décrits.

L'exemple suivant montre les types d'inflorescences obtenus. Deux lots de 5 monotalles subissent l'induction primaire à 12°C en 9 h durant soit 10 soit 15 jours, puis sont placés à 24°C en 16 h. Après deux mois de culture, le lot durant 10 jours à 12°C présente : 2 monotalles qui épient normalement, 1 au stade C et 2 avec des apex morphologiquement végétatifs. Par contre, le lot durant 15 jours à 12°C présente 4 monotalles qui épient normalement et 1 au stade D. La répétition de l'expérience, pour le lot en 10 jours à 12°C, donne : 1 monotalle qui épie normalement, 1 au stade C, 2 au stade A et 1 avec un apex morphologiquement végétatif.

c) Conclusions.

Il est possible d'obtenir différents types d'inflorescences anormales en agissant sur l'induction primaire. Pour cela il faut, soit se placer à une valeur d'un facteur, soit interrompre l'induction primaire. Cependant toutes les monotalles d'un même lot ne réagissent pas de façon semblable et l'obtention du

EXPLICATION DE LA PLANCHE VII

Fig. 1. Détail d'une portion d'inflorescence de type E. La talle est issue d'un épillet. Remarquer à la base de la première talle une fleur.

Fig. 2. Homogénéité des résultats à 17°C en photopériode limite de 13 h : Inflorescence de type E.

PLANCHE VII



1



2

type d'inflorescence anormale désiré reste aléatoire.

Ces résultats peuvent s'expliquer si l'on considère les particularités de l'induction primaire. Celle-ci est sous la dépendance d'une interaction de facteurs externes et il se peut que le contrôle total de l'un d'eux nous échappe. D'autre part, l'induction primaire doit atteindre un certain niveau pour que l'induction secondaire débute, mais très rapidement l'induction primaire semble totalement acquise. La marge d'action est donc très réduite (environ 5 jours à 17°C).

III - ACTION SUR L'INDUCTION SECONDAIRE.

L'induction secondaire est essentiellement sous contrôle photopériodique. Ce facteur externe est donc utilisé pour provoquer l'apparition d'inflorescences anormales.

a) Longue durée d'action d'une photopériode limite.

L'induction primaire se réalise à 17°C en 9 h ou 16 h d'éclairement mais l'induction secondaire ne peut s'effectuer en 9 h. La méthode consiste donc à rechercher la photopériode seuil. L'utilisation d'enceintes climatisées individuelles est indispensable pour cette étude, car seules les photopériodes de 9, 16 et 24 h existent au phytotron.

En 14 h d'éclairement de 14.000 lux à 17°C, l'épiaison des 12 monotalles étudiées se produit avec un retard de 8 jours par rapport au témoin en 16 h mais toutes les inflorescences sont normales.

En 13 h à 17°C, après 3 mois de culture, les 12 monotalles étudiées ont toutes des inflorescences du type E (Planche VII, 2).

En 12 h à 17°C, après 3 mois de culture, les 12 monotalles disséquées présentent toutes des apex morphologiquement végétatifs.

Les résultats sont donc homogènes et par cette méthode il est possible d'obtenir à volonté des inflorescences du type E.

b) Interruption de l'induction secondaire.

1 - Conditions expérimentales.

Cinq lots de 5 monotalles subissent uniquement l'induction primaire durant 1 mois à 17°C en 9 h puis sont placés pendant 4, 6, 8, 10 ou 15 jours en 16 h à 17°C, avant retour en jours courts (9 h) à cette température.

2 - Résultats.

Les résultats sont observés 2 mois après (Fig. 9). Le type C est obtenu avec 6 jours longs (Planche VIII, 1), le type D (Planche VIII, 2) avec 8 jours longs, le type E (Planche IX, 1) avec 10 jours longs et des inflorescences normales avec 15 jours longs. Les 5 monotalles de chacun des lots de 6, 8, 10 et 15 jours s présentent le même type d'inflorescence. Par contre, le lot avec 4 jours longs présente 3 inflorescences du type A et 2 du type B. Ces expériences sont répétées deux fois et les mêmes résultats sont obtenus sauf avec 4 jours longs où le pourcentage de types A et B varie.

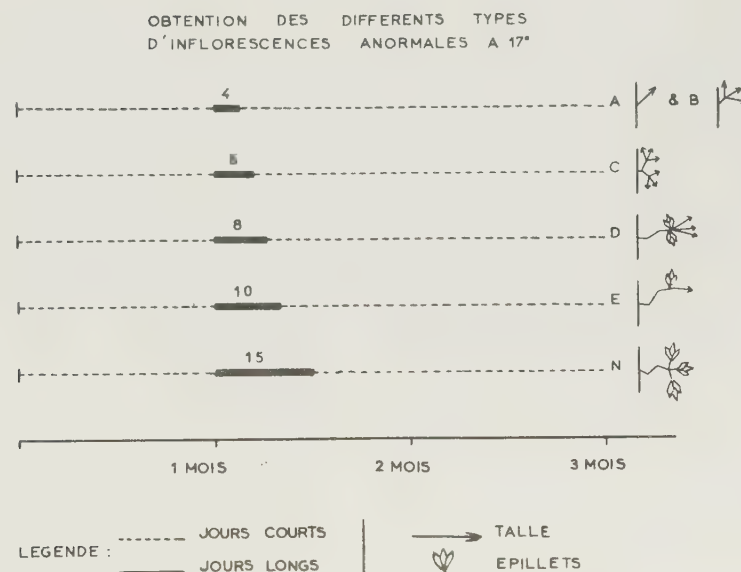


Fig. 9. Graphique des divers traitements photopériodiques à 17°C pour l'obtention des différents types d'inflorescences anormales.

EXPLICATION DE LA PLANCHE VIII

Fig. 1. Homogénéité des résultats à 17°C en jours courts après une induction secondaire de 6 jours longs : inflorescences de type C.

Fig. 2. Homogénéité des résultats à 17°C en jours courts après une induction secondaire de 8 jours longs : inflorescence de type D.

PLANCHE VIII



1



2

EXPLICATION DE LA PLANCHE IX

Fig. 1. Homogénéité des résultats à 17°C en jours courts après une induction secondaire de 10 jours longs : inflorescences de type E.

Fig. 2. Détail d'une floraison de floraison.

PLANCHE IX



1



2

Une expérience semblable est effectuée mais les monotalles sont disséquées de 10 à 20 jours après leur retour en jours courts. L'aspect des apex dépend alors de la durée de passage préalable en jours longs. Le type A est caractérisé par la présence de quelques "doubles-rides" (Planche X, 1), le type B par des primordiums primaires (Planche X, 2), le type C par des primordiums primaires et secondaires (Planche X, 3), le type D par présence de glumes et de feuilles (Planche X, 4), le type E a un aspect identique à celui d'une inflorescence normale à ce stade.

Il faut signaler ici que certaines talles des inflorescences de types C, D et E, toujours en dyspériode, après avoir donné 6 à 8 feuilles produisent une petite inflorescence (Planche IX, 2). Cette "floraison de floraison" n'est pas due à la température de 17°C car elle se manifeste aussi lorsque les monotalles, après interruption de l'induction secondaire, sont placées à 24°C en 9 h. Cependant, à ces températures, si l'inflorescence anormale est couchée sur le support, les talles s'enracinent et demeurent pratiquement toutes végétatives.

c) Conclusion.

L'action sur l'induction secondaire permet d'obtenir le type d'inflorescence anormale désirée et ceci d'une façon homogène et reproductible, ce qui ne peut être obtenu en agissant sur l'induction primaire.

Certaines talles des inflorescences anormales de type C, D et E produisent, en dyspériode, une petite inflorescence qui sera toujours normale. Ce fait pourrait s'expliquer par un équilibre instable végétatif floral obtenu avec des valeurs limites de l'induction primaire ou secondaire mais non lorsqu'on bloque l'une ou l'autre de ces inductions. On peut donc admettre, à titre d'hypothèse, qu'à partir du type C "la programmation de l'information" conduisant à la réalisation d'une inflorescence normale est trop engagée pour disparaître mais peut être perturbée.

EXPLICATION DE LA PLANCHE X

Fig. 1. Type A : éclatement ($G = 42$).

Fig. 2. Type B : ramifications primaires ($G = 26$).

Fig. 3. Type C : ramifications primaires et secondaires ($G = 26$).

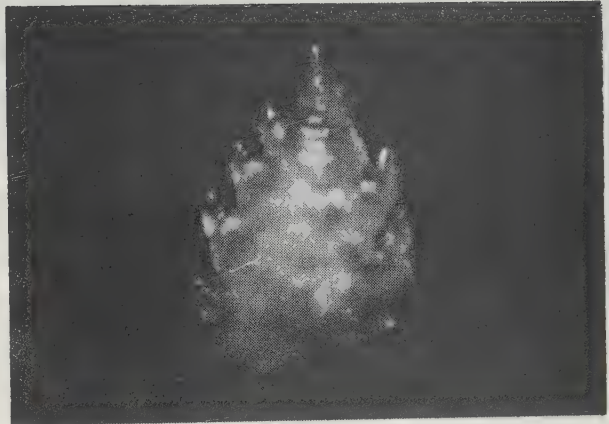
Fig. 4. Type D : inflorescence présentant un retour partiel mais important à l'état végétatif ($G = 10$).

Toutes ces photos ont été prises avec des apex provenant de monotalles.

PLANCHE X



1



2



3



4

DISCUSSION

Notre but était d'obtenir une connaissance précise du mécanisme de la floraison du Dactylis glomerata, plante à exigence des plus complexes dans les conditions écologiques. Cette étude fut effectuée sur un clone à partir d'une talle isolée maintenue unique par la technique de culture monotalle. Il est ainsi possible d'obtenir un matériel simple et homogène (BLONDON, 1967). Nous sommes parvenu à établir ce mécanisme et à en vérifier l'efficacité en provoquant le retour à un fonctionnement végétatif dans l'inflorescence à divers stades de son développement.

I - UN MATERIEL ORIGINAL : LA MONOTALLE.

Pour l'étude des facteurs externes sur la floraison la monotalle constitue un matériel original intermédiaire entre la plante entière trop complexe et la culture in vitro de fragments d'organes (feuilles, tiges, racines) où intervient la néoformation.

La plupart des plantes présentent après quelque temps de croissance des pousses d'âge et de vigueur différentes entre lesquelles existent des corrélations. Celles-ci ont une grande importance sur les possibilités de mise à fleur de chaque pousse considérée individuellement mais liée aux autres morphologiquement. Il est donc très difficile de "caractériser" la floraison et de dissocier ce qui est dû aux corrélations de ce qui est provoqué par les facteurs externes.

La monotalle, unité morphologique, supprime les corrélations entre pousses, mais laisse subsister des interactions entre les différents organes, feuilles, tiges, apex et racines. Les résultats expérimentaux sont donc comparables, si l'on fait abstraction des corrélations entre pousses d'âge et d'état différents, à ceux obtenus dans la plante constituée par une population de talles.

La culture in vitro de fragments de feuilles, de tige ou de racines semblerait constituer le meilleur matériel. Cependant, la mise à fleur ne peut s'effectuer sur le fragment qu'après production d'un cal et libération de la possibilité de bourgeonner, ce qui se produit chez quelques plantes seulement. D'autre part, s'agissant de méristèmes néoformés dans un substrat préexistant,

les exigences en facteurs externes pour la floraison peuvent être totalement modifiées. Nous prendrons comme exemple, Cichorium intybus L., plante exigeant strictement la vernalisation puis les jours longs pour fleurir. D'après PAULET (1965) des fragments de racines d'Endive vernalisées peuvent fleurir in vitro en jours longs, mais pour MARGARA (1965) le même phénomène se produit avec des fragments provenant de racines non vernalisées. D'autre part les exigences en facteurs externes, pour le développement in vitro du bourgeon terminal préexistant à la mise en culture et l'évolution des bourgeons néoformés sur des explantats de racine, sont différentes (MARGARA, 1966). HARADA (1966) montre d'ailleurs que des fragments de hampe florale, cultivés in vitro, produisent des fleurs même en jours courts.

II - LA MONOTALLE COMPAREE A LA TALLE DANS LA TOUFFE.

La pousse maintenue unique n'a plus exactement les mêmes exigences florales que la talle dans la touffe, car la culture monotalle accélère la floraison, en recule les limites et permet d'obtenir une meilleure homogénéité de réponse entre tous les individus soumis au même traitement. Ces résultats peuvent s'expliquer si l'on considère qu'au début de sa vie la talle axillaire vit en parasite sur la talle mère et détourne à son profit des substances utiles à la réalisation de la floraison.

LAMBERT (1967) considère l'évolution des talles contenues dans des touffes de Dactylis glomerata suivant leur période d'apparition. Les résultats obtenus ne sont pas concluants et n'expliquent pas pourquoi parmi les 250 à 500 talles que comporte une plante de Dactyle, 50 à 60 seulement produisent des inflorescences, beaucoup d'autres mourant avant la production des semences dans les talles fertiles.

Pour LANGER (1956) le cycle de vie d'une talle de Phleum pratense L., plante vivace, est limité au maximum à une année car toutes les talles qui ne produisent pas d'inflorescence meurent cependant au cours de l'année. Ainsi beaucoup de talles produites avant Avril, par une plante semée en Septembre, fleurissent, cependant certaines demeurent végétatives puis meurent. La raison de ce comportement différent de talles semblables lui est inconnue. Le terme de

Graminée vivace ne correspondrait donc pas à la réalité puisqu'en fait cette plante ne serait qu'une simple agglomération d'individus à cycle court (WHYTE, 1959).

L'étude de pousses isolées en culture monotalle montre que chaque talle produit une inflorescence si les conditions externes sont favorables à la floraison. Cependant, aux conditions limites de réalisation de l'induction primaire, il apparaît une hétérogénéité de réponse entre monotalles. Celle-ci pourrait être due, soit à des variations intra-clonales du type de celles signalées par BRESSE et HAYWARD (1966) chez Lolium perenne L. soit à l'intervention d'un facteur non contrôlé.

D'autre part, les monotalles conservées depuis plus de deux ans à 17°C en 9 h produisent toujours normalement des feuilles. La vie d'une monotalle semble donc indéfinie lorsque son système de racines se renouvelle et qu'elle ne fleurit pas. Ainsi, en faisant abstraction de la compétition, chaque talle fleurit si les conditions externes sont favorables, ou demeure végétative.

Ces résultats remettent en question la notion de Graminée vivace considérée comme une simple agglomération de talles à cycle court.

III - LA VERNALISATION : CAS PARTICULIER DE L'INDUCTION PRIMAIRE.

Il existe plus de 1.000 publications traitant de la vernalisation mais la définition de ce terme varie suivant les auteurs.

a) Définition du terme vernalisation, son évolution.

D'après CHOUARD (1960) la vernalisation est "l'acquisition ou l'accélération de la capacité de fleurir par un traitement au froid". Ainsi la "vernalisation" par les jours courts de PURVIS (1937 et 1961) est exclue comme le sont les autres effets physiologiques des basses températures qui ne jouent pas un rôle direct dans la floraison : la levée de dormance du bourgeon par exemple. Cette définition est admise par LANG (1965), AUGSTEN (1964), HÄNSEL (1953) mais non par MURNEEK et WHYTE (1948) et LYSENKO (1954).

Cependant, à la suite de nouvelles observations, CHOUARD n'emploie plus le terme vernalisation dans le même sens qu'en 1960. Il y a vernalisation sans réfrigération par les facteurs trophiques de la vigueur, grande luminosité et niveau élevé de la nutrition minérale, chez le Geum urbanum L. (CHOUARD et TRAN THANH VAN, 1964). D'autre part, chez une plante vivace, Scrofularia alata Gilib., se révèle un nouveau type de vernalisation exigeant le froid ou le chaud (CHOUARD et LARRIEU, 1964). L'ablation de l'apex chez le Geum urbanum permet la floraison des bourgeons axillaires remplaçant ainsi le froid vernalisant (CHOUARD et TRAN THANH VAN, 1965). La vernalisation est alors définie par CHOUARD comme "un processus s'opposant à l'inhibition qui empêche ou retarde l'évolution florale des jeunes bourgeons". Cette nouvelle définition diminue l'importance de l'action des autres facteurs externes qui sont considérés comme succédané ou processus vicariants du froid (CHOUARD, 1965).

b) Le concept d'induction primaire.

Le clone de Dactylis glomerata étudié qui, dans les premières conditions expérimentales (serre et chambre froide) exige pour fleurir la séquence : "jours courts, réfrigération-jours longs", peut fleurir uniquement en journées longues, de 16 h d'éclairement d'une valeur de 14.000 lux, à la température de 17°C (BLONDON et CHOUARD, 1965). Cependant cette floraison sans vernalisation, en journées longues de 16 h à 17°C n'est possible que si l'éclairement est supérieur à 6.000 lux (BLONDON, 1966). Un exemple semblable de floraison sans vernalisation, alors que celle-ci est ordinairement nécessaire, est fourni par KOLLER et HIGHKIN (1960) sur Hordeum bulbosum L.

Les travaux, exposés précédemment, nous ont conduit à mettre en évidence deux inductions successives (primaire puis secondaire) pour provoquer la floraison. L'induction primaire est provoquée par un ensemble de facteurs externes : température, valeur de l'éclairement, photopériode agissant corrélativement. L'induction secondaire est essentiellement sous contrôle photopériodique. Au-dessous de 17°C l'induction primaire est obtenue avec des limites photopériodiques moins strictes et des valeurs d'éclairement inférieures et ceci d'autant plus que la température est plus basse. L'action des basses températures (vernalisation au sens strict) peut donc être considérée comme un cas

particulier de l'induction primaire.

c) Explication des résultats contradictoires obtenus par différents auteurs concernant la réalisation de l'induction primaire chez Dactylis glomerata.

D'après GARDNER et LOOMIS (1953) les jours courts doivent précéder ou accompagner les basses températures, alors que pour d'autres auteurs seuls sont nécessaires soit les basses températures (WYCHERLEY, 1952) soit les jours courts (SPRAGUE, 1948). Ces travaux ont été réalisés sans une maîtrise suffisante de l'environnement : la température dite tiède est très mal contrôlée et la valeur de l'éclairement naturel pas du tout. Aussi ces deux facteurs intervenaient-ils comme limitants pour l'accomplissement de l'induction primaire.

d) La réalisation de l'induction primaire chez d'autres plantes sans l'action du froid.

Notre but est de montrer, sur quelques exemples précis, que le concept d'induction primaire établi sur le Dactyle peut être généralisé.

D'après FEDOROV (1960) certains cultivars d'hiver de Seigle et de Blé fleurissent, en lumière continue de forte intensité, relativement rapidement (70 à 130 jours), même en l'absence totale de traitement vernalisant. Il en est de même de cultivars de Fétuque et d'Agrostis, à besoin rigoureux de froid dans les conditions naturelles (cité par MATHON et STROUN, 1962).

Les jours courts peuvent aussi remplacer l'action des températures basses chez Campanula medium L. (WELLENSIEK, 1953 et 1960), Salvia officinalis L. (LESCURE, 1964), certaines races de Lolium perenne L. (COOPER, 1960) ou de Scabiosa succisa L. (CHOUARD, 1960).

PIERIK (1967) signale la floraison sans vernalisation de certains individus de Lunaria annua L., présentant théoriquement un besoin absolu de réfrigération, après deux ans de culture en serre à 20°C approximativement. Ce résultat peut s'expliquer si l'on considère que la valeur seuil d'un facteur non contrôlé comme la nutrition minérale a été dépassée ; en effet les plantes recevaient tous les trois mois de l'engrais complet.

Ainsi des modifications des valeurs photopériodiques ou d'éclairement

permettent d'obtenir la floraison sans l'action des basses températures reconnues précédemment comme nécessaire.

Ces résultats suggèrent que l'induction primaire se réalise mais passe inaperçue chez les plantes n'ayant aucun besoin de vernalisation.

IV - L'APEX INITIE DES GRAMINEES : SON RETOUR POSSIBLE A UN FONCTIONNEMENT VEGETATIF A DIVERS STADES DE SON DEVELOPPEMENT.

a) Perte de la dominance terminale dans l'apex : premier signe morphologique de la mise à fleur.

Un apex végétatif de Graminée présente uniquement des ébauches alternes de feuilles. Les études cytologiques de SHARMAN (1945 et 1947) sur des apex végétatifs d'Agropyrum repens L. montrent que les ébauches foliaires se forment à partir de cellules d'assises superficielles (dermatogène et hypoderme en-dessous) ; ces ébauches auront rapidement une croissance exponentielle. C'est seulement lorsque 4 à 5 ébauches foliaires se sont différenciées qu'apparaît à la partie inférieure de l'apex, à l'aisselle de l'ébauche foliaire la première formée, le tout début de la différenciation d'un bourgeon axillaire : des cellules du sous-hypoderme (assise profonde sous l'hypoderme) se multiplient.

Le premier signe morphologique de la mise à fleur est caractérisé par l'apparition sur l'apex d'une protubérance ou primordium floral à l'aisselle de chaque ébauche foliaire, c'est le stade "double-ride". Cette différenciation se fait très tôt et d'après BARNARD (1955) travaillant sur Triticum aestivum L., par multiplication des cellules de l'assise sous-hypodermique, celles qui dans un apex végétatif forment les bourgeons axillaires. Très rapidement dans l'apex floral les ébauches foliaires disparaissent.

En comparant ces deux travaux on remarque donc que bourgeon axillaire et primordium floral ont la même origine sous-hypodermique. La multiplication précoce de cellules du sous-hypoderme, aboutissant à la formation de primordiums floraux, ralentit la multiplication de cellules des assises superficielles à l'origine des ébauches foliaires. Celles-ci ne pouvant alors atteindre une phase exponentielle de croissance disparaissent. Cela revient à dire que l'apex perd, lors de la mise à fleur, la capacité d'empêcher la multiplication précoce de cellules du sous-hypoderme.

b) Retour au fonctionnement végétatif de l'apex initié.

Chez les céréales aucun retour complet de l'inflorescence à l'état végétatif n'est connu et les anomalies constatées portent uniquement sur les premiers épillets de l'épi (STROUN, 1956 et 1958).

Par contre, chez certaines Graminées prairiales comme Cynosurus cristatus L. (WYCHERLEY, 1954) et Poa bulbosa L. (YOUNGER, 1960), à un stade avancé du développement de l'inflorescence certains épillets sont remplacés par des talles. Notre étude permet d'obtenir le retour à un fonctionnement végétatif de l'inflorescence du Dactyle à différents stades de son développement et ceci d'une façon homogène et reproductible. Elle montre que les primordiums floraux qui apparaissent au stade "double-ride" à l'aisselle des feuilles sont semblables à des bourgeons de talles car ils peuvent évoluer dans cette voie. Cependant normalement ces primordiums floraux (ramifications primaires) produisent des ramifications secondaires, tertiaires puis quaternaires avant que n'apparaissent les épillets. Cet épillet, caractéristique de l'inflorescence des Graminées, tend à apparaître très précocement, à l'état plus ou moins rudimentaire, lorsque le développement floral est arrêté. Certaines ébauches de ramifications secondaires évoluent en talles présentant à leur base deux glumes transparentes et plus les talles végétatives apparaissent sur des ramifications d'ordre élevé, plus elles comportent à leur base un épillet plus ébauché : d'abord deux glumes puis une ou deux fleurs complètes. Cependant nous n'avons jamais constaté, malgré de nombreuses observations, le retour à l'état végétatif des étamines ou de l'ovaire, seule la glumelle inférieure peut prendre un aspect de feuille normale.

Il faut d'autre part remarquer que certaines talles des inflorescences de type C, D ou E, toujours en dyspériode, produiront une petite inflorescence alors que d'autres demeureront végétatives. Pour empêcher cette "floraison de floraison" il faut coucher la tige sur le support permettant ainsi aux talles de s'enraciner. Une observation analogue a été faite par WYCHERLEY (1952) sur les talles contenues dans une inflorescence vivipare de Cynosurus cristatus L. Les talles qui demeurent sur la plante fleurissent en dyspériode mais celles qui en sont détachées, évoluent végétativement. Pour tenter d'expliquer ces résultats on peut admettre à titre d'hypothèse, qu'il subsiste dans la plante un stimulus floral. Cependant celui-ci ne peut plus passer lorsque les talles s'enracinent dans un

support et assurent alors elle-même leur nutrition.

V - DISSOCIATION EXPERIMENTALE DE L'ELONGATION CAULINAIRE ET DU DEVELOPPEMENT FLORAL.

Dans la plupart de nos conditions expérimentales, l'élongation caulinaire du Dactyle est associée au développement floral, cependant ces phénomènes morphologiques sont dissociables dans certaines conditions. Ainsi, en jours courts à 2° ou 0°C, la floraison se produit après plus d'un an de culture mais sans aucune élongation de la tige. D'autre part à 12° et 17°C l'épiaison se produit en 9 h d'éclairement complété par une heure de rouge clair au milieu de la nuit mais la tige est très courte environ 20 % de celle des témoins en 16 h.

Deux mécanismes physiologiques différents doivent intervenir, cependant ceux-ci sont très souvent associés. En conditions contrôlées de serre nous étions parvenus à dissocier l'élongation caulinaire du développement floral chez les Lolium mais non chez le Dactyle (BLONDON, 1962). Dans les conditions naturelles on rencontre des Champignons parasites qui inhibent soit l'élongation de la tige soit la floraison de certaines Graminées. Ainsi Agrostis alba, parasité en montagne par des Champignons, présente des tiges très courtes portant des inflorescences normalement développées. Bromus erectus, parasité par Ustilago Bromus erecti, présente au contraire des tiges végétatives dont la croissance est semblable à celles des tiges terminées par une inflorescence.

RESUME

La mise au point d'une nouvelle technique, la culture monotalle, a permis d'obtenir le matériel simple et homogène nécessaire à une analyse précise du mécanisme de la floraison d'un clone de Dactylis glomerata L. dans les conditions rigoureusement contrôlées du Phytotron.

1) La floraison s'obtient avec des valeurs constantes de facteurs externes convenablement choisies.

Le clone étudié exige, dans les conditions classiques de culture : serre et chambre froide, l'action préalable des jours courts et des températures froides ($+3^{\circ}\text{C}$) pour fleurir ensuite en jours longs.

L'action des facteurs externes est analysée en les maintenant à des valeurs constantes pendant toute la durée de l'expérience. Les effets des facteurs température, durée journalière et valeur de l'éclairement, nutrition minérale sont étudiés.

Les résultats montrent qu'il est possible d'obtenir la floraison, en jours longs, sans action préalable des jours courts et des températures basses, si les valeurs constantes des facteurs externes sont convenablement choisies. En jours courts, la floraison peut aussi se produire mais uniquement à la température de 0° ou 2°C .

17°C constitue une température limite. Celle-ci permet d'obtenir une mise à fleur rapide lorsque les autres facteurs sont à des valeurs optimales. Au-dessous de 17°C , la floraison est obtenue avec des limites photopériodiques moins strictes et des valeurs d'éclairement inférieures et ceci d'autant plus que la température est plus basse. Au-dessus de 17°C il n'y a pratiquement plus d'initiation florale.

2) La floraison résulte de deux processus distincts : induction primaire et induction secondaire.

Les expériences précédentes ont déterminé les valeurs constantes de facteurs externes qui permettent la floraison ; cependant, pour tenter d'expliquer

les exigences écologiques de mise à fleur de cette plante en serre (jours courts - froid - jours longs) et voir si elles correspondent à différentes étapes, nous avons réalisé diverses expériences sur l'action d'un prétraitement par les jours courts à la température de 17°C.

a) Mise en évidence de deux processus distincts.

Il est recherché si le temps nécessaire pour obtenir la floraison à 17°C en 16 h d'éclairement journalier (14.000 lux) peut être diminué lorsqu'en début de traitement les jours courts (9 h) sont substitués aux jours longs (16 h).

Un prétraitement de 5 ou 10 jours en 9 h permet une épiaison à la même date que celle du témoin toujours en 16 h.

Un prétraitement de 15 ou 20 jours en 9 h retarde l'épiaison de 4 ou 9 jours par rapport au témoin.

Par conséquent la phase préparatoire, appelée induction primaire, se réalise en 10 jours environ à 17°C aussi rapidement en 9 h qu'en 16 h, mais il lui succède une phase réalisatrice, induction secondaire, qui exige obligatoirement les jours longs.

b) Conditions de réalisation de l'un ou l'autre de ces deux processus

L'induction primaire ne provoque aucun effet morphologiquement visible sur l'apex et les plantes maintenues en jours courts à 17°C demeurent végétatives. Cette induction primaire est mise en évidence indirectement en plaçant les monotalles dans des conditions externes qui permettent uniquement la réalisation de l'induction secondaire. Celle-ci s'effectue si l'induction primaire a eu lieu au préalable et si les facteurs externes sont favorables à sa réalisation.

Nous avons déterminé, dans la première partie de ce travail, les conditions dans lesquelles la floraison se produit ; lorsqu'elle n'a pas lieu, nous avons recherché si l'une ou l'autre des inductions peut, cependant se réaliser.

Le tableau XIX fait apparaître les possibilités d'obtenir les inductions primaire et secondaire à différentes photopériodes et températures sous 14.000 lux.

Tous les résultats obtenus montrent que l'induction primaire est provoquée par un ensemble de facteurs externes : température, valeur de l'éclairement, photopériode agissant corrélativement. L'induction secondaire est essentiellement sous contrôle photopériodique.

3) Obtention du retour au fonctionnement végétatif de l'apex inflorescentiel à divers stades de son développement.

La connaissance précise du mécanisme de la floraison permet d'obtenir un retour au fonctionnement végétatif de l'apex floral en agissant soit sur l'induction primaire soit sur l'induction secondaire. Suivant la réalisation plus ou moins complète de ces inductions le fonctionnement végétatif peut reprendre dans l'inflorescence totalement, partiellement ou pas du tout.

Cependant la marge d'action sur l'induction primaire est étroite et l'obtention du type d'inflorescence anormale désiré reste aléatoire.

Au contraire l'action sur l'induction secondaire permet d'obtenir le type d'inflorescence anormale désiré d'une façon homogène et reproductible.

BIBLIOGRAPHIE

- AUGSTEN H., 1964. Die physiologische Analyse der Vernalisation. Biol. Rundschau, 1, 241-258.
- BARNARD C., 1955. Histogenesis of the inflorescence and flower of Triticum aestivum L. Austr. J. Bot., 3, 1-20.
- BILDERLING DE N., 1963. Phytotron et phytotronique. Revue des applications de l'électricité, 203, 16-27.
- BLAAUW A.H., 1941. On the relation between flower-formation and temperature. Proc. Ned. Akad. Wetensch., 44, 513-520, 684-689.
- BLAAUW A.H., LUYTEN I. et HARTSEMA A.H., 1930. Verschuiving der periodiciteit (Shifting of periodicity-Adaptation and export to the southern Hemisphere (Hyacinth and tulip). Verh. Kon. Akad. Wetesch., Amsterdam, 26, 7, 1-105.
- BLONDON F., 1961. Les exigences de floraison du Ray-grass et du Dactyle Bull. E.N.S.A., Nancy, 3, 2, 97-105.
- BLONDON F., 1962. Contribution à l'étude du développement des Graminées fourragères : Ray-grass et Dactyle. Thèse d'Ingénieur-Docteur, Paris, 101 p.
- BLONDON F., 1964 a. Contribution à l'étude du développement des Graminées fourragères : Ray-grass et Dactyle. Rev. Gén. Bot., 71, 293-358.
- BLONDON F., 1964 b. Action de la nutrition minérale sur la floraison. Bull. E.N.S.A., Nancy, 6, 2, 101-108.
- BLONDON F., 1965. Evolution des conceptions sur les exigences pour la floraison de Graminées prairiales. Bull. E.N.S.A., Nancy, 7, 2, 101-110.
- BLONDON F., 1966. Facteurs externes capables de provoquer la floraison du Dactylis glomerata L. Action de la durée journalière et du niveau d'éclairement à la température de 17°C. C.R.Acad. Sc., Paris, 263, 48-51.
- BLONDON F., 1967. Mise au point d'une nouvelle technique pour l'étude des Graminées prairiales : la culture monotalle. C.R.Acad. Agr., Paris, 53, 8 Février, 174-178.

- BLONDON F. et CHOUARD P., 1965. Facteurs externes capables de provoquer la floraison du Dactylis glomerata L. Action de la température. C.R.Acad. Sc., Paris, 260, 6966-6969.
- BOMMER D., 1959. über Zeitpunkt und Verlauf der Blütendifferenzierung bei perennierenden Gräsern. Z. Acker-u. PflBau, 109, 95-118.
- BORTHWICK H.A. et HENDRICKS S.B., 1960. Photoperiodism in plants. Science, 132, 1223-1228.
- BORTHWICK H.A. et PARKER M.W., 1938. Photoperiodic perception in Biloxi soybeans. Bot. Gaz., 100, 374-387.
- BRESSE E.L. et HAYWARD M.D., 1966. Population differentiation in Lolium perenne in relation to breeding practice. Proceedings of the X^e International Grassland Congress, Helsinki, 641-645.
- CALDER D.M., 1963. Environmental control of flowering in Dactylis glomerata L. Nature, London, 197, 882-883.
- CALDER D.M., 1964. Stage development and flowering in Dactylis glomerata L. Ann. Bot., London, 28, 187-206.
- CALDER D.M. et COOPER J.P., 1961. Effect of spacing and nitrogen-level on floral initiation in cocksfoot (Dactylis glomerata L.). Nature, London, 191, 195-196.
- CANDOLLE DE M.A., 1872. Tentative d'expérience sur la question des modifications dans les espèces végétales à la suite d'un effet prolongé du climat. Tiré des archives des Sciences de la bibliothèque universelle. 12 p.
- CHILCOTE D.O., 1961. Environmental control of flowering in selected genotypes of Orchard grass (Dactylis glomerata L.). Thèse Ph. D., Purdue University, U.S.A., 119 p.
- CHOUARD P., 1960. Vernalization and its relation to dormancy. Ann. Rev. Plant Physiol., 11, 191-238.
- CHOUARD P., 1963. Introduction à la phytotronique. Revue des applications de l'électricité, 203, 14.

- CHOUARD P., 1965. Vers une conception unitaire des processus de la vernalisation par le froid et par les agents vicariants du froid. Bull. Soc. Fr. Physiol. vég., 11, 85-93.
- CHOUARD P. et LARRIEU C., 1964. Un nouveau type de vernalisation exigeant le froid ou le chaud, présenté par une plante vivace, Scrofularia alata Gilib. C.R.Acad. Sc., Paris, 259, 2121-2124.
- CHOUARD P., NICOLAS-PRAT N. et BRUNERYE-MONTEL M., 1967. Induction florale et propension à fleurir : deux processus endogènes de mise à fleur chez le Tabac (Nicotiana Tabacum L.). Colloque international sur les aspects cellulaires et moléculaires de l'induction florale, Liège, (sous presse).
- CHOUARD P. et TRAN THANH VAN M., 1964. Vernalisation sans réfrigération par les facteurs trophiques de la vigueur, grande luminosité et niveau élevé de la nutrition minérale chez le Geum urbanum L. C.R.Acad. Sc., Paris, 259, 4783-4786.
- CHOUARD P. et TRAN THANH VAN M., 1965. Remplacement du froid vernalisant par l'ablation de l'apex chez le Geum urbanum L., signification commune des divers processus vernalisants. C.R.Acad. Sc., Paris, 260, 274-277.
- COOPER J.P., 1960. Short-day and low-temperature induction in Lolium. Ann. Bot., London, 24, 232-246.
- COOPER J.P. et CALDER D.M., 1964. The inductive requirements for flowering of some temperate grasses. J. Brit. Grassl. Soc., 19, 6-14.
- EVANS L.T., 1960. Inflorescence initiation in Lolium temulentum L. I. Effects of plant age and leaf area on sensitivity to photoperiodic induction. Austr. J. Biological Sc., 13, 123-131.
- FEJER S.O., 1966. Growth and reproduction of New Zealand, Mediterranean, and hybrid Dactylis glomerata after short day and temperature treatments. Can. J. Plant. Sc., 46, 233-241.
- FEDOROV A.K., 1955. Biologie du développement de quelques plantes pérennes de prairie (en russe). Izv. Akad. Nauk. S.S.S.R., série Biol., 2, 19-40.

- FEDOROV A.K., 1960. Earing of winter cereals under conditions of relatively high temperature. Fiziol. Rast., 7, 686-694.
- GALINAT W.C. et NAYLOR A.W., 1951. Relation of photoperiod to inflorescence proliferation in Zea mays L. Amer. J. Bot., 38, 38-47.
- GARDNER F.P. et LOOMIS W.E., 1953. Floral induction and development in orchard grass. Plant Physiol., 28, 201-217.
- HÄNSEL H., 1953. Vernalisation (jarovisation, Kältestimmung). Forschungsergebnisse und ihre verwendung in Pflanzenbau, Samenbau und Pflanzenzüchtung (übersicht). Z. Pflanzenzüchtung, 32, 233-273.
- HANSON A.A. et SPRAGUE V.G., 1953. Heading of perennial grasses under greenhouse conditions. Agron. J., 45, 248-251.
- HARADA H., 1962. Etude des substances naturelles de croissance en relation avec la floraison. Isolement d'une substance de montaison. Rev. Gén. Bot., 69, 201-297.
- HARADA H., 1966. Effects of photoperiod on the formation of flower buds by flower stalk sections of Cichorium intybus in tissue culture. Bot. Mag., 79, Tokyo, 119-123.
- JUTRAS M.W., 1964. Photo-thermoperiodic responses of Orchard grass. Thèse Ph. D., Iowa State University, U.S.A., 91 p.
- KOLLER D. et HIGHKIN H.R., 1960. Environmental control of reproductive development in Hordeum bulbosum, a perennial pasture grass. Amer. J. Bot., 47, 843-847.
- LAMBERT D.A., 1967. Cocksfoot (Dactylis glomerata L.) grown for production of seeds. Ann. Bot., London, 31, 371-383.
- LANG A., 1956. Induction of flower formation in biennial Hyoscyamus niger by treatment with gibberellin. Naturwiss., 43, 284-285.
- LANG A., 1962. Phytotron design criteria. Biological principles - dans Proceedings of a symposium on engineering aspects of environment control for plant growth edit. C.S.I.R.O., Australie, p. 5-19.

- LANG A., 1965. Physiology of flower initiation. Encyclop. Plant Physiol., Springer-Verlag, Berlin, 15, 1, 1380-1536.
- LANGER R.H.M., 1956. Growth and nutrition of timothy (Phleum pratense). I. The life history of individuel tillers. Ann. Appl. Biol., 44, 166-187.
- LESCURE A.M., 1964. Etude des relations entre les basses températures et les jours courts dans leur effet sur la floraison de Salvia officinalis L. Thèse de 3ème Cycle, Paris, 58 p.
- LYSENKO T.D., 1954. Agrobiologie, Publication en langues étrangères, Moscou, 636 p.
- MANSAT P., 1965. Variation de la longueur de la tige et réalisation d'un stade de développement chez les Graminées fourragères. Ann. Amélior. Plantes, 15, 1, 53-60.
- MARGARA J., 1960. Recherches sur le déterminisme de l'élongation et de la flomaison dans le genre Beta. Thèse, Paris, 117 p.
- MARGARA J., 1965. Sur la néoformation in vitro, chez certaines lignées précoces d'Endive (Cichorium intybus L.), en l'absence de toute vernalisation, de bourgeons inflorescentiels anormaux à partir d'explantats de racine. Bull. Soc. Bot. France, 112, 113-118.
- MARGARA J., 1966. Comparaison in vitro du développement du bourgeon terminal préexistant à la mise en culture et de l'évolution de bourgeons néofor-
més sur des explantats de racine de Cichorium intybus L. C.R.Acad. Sc., Paris, 262, 870-873.
- MATHON C.C. et STROUN M., 1962. Température et floraison. Presses Uni-
versitaires de France, 124 p.
- MIGINIAC E. et CHOUARD P., 1966. Etude expérimentale de la détermination inflorescentielle des bourgeons axillaires de Scrofularia arguta Sol. isolés avec des fragments de tige et en rapport avec le rôle des racines. C.R. Acad. Sc., Paris, 263, 721-724.
- MOREL G., 1948. Recherches sur la culture associée de parasites obligatoires et de tissus végétaux. Ann. Epiphyt. N.S., 14, 123-234.

- MORIYA N., 1956. Studies on seed production of some forage grasses. I. Suitable harvesting times of some grasses. II. Tillering of Orchard grass. Proc. Crop. Sc. Soc., Japon, 24, 227.
- MURNEEK A.E. et WHYTE R.O., 1948. Vernalization and photoperiodism. Chronica Botanica company, Waltham Mass. U.S.A., 196 p.
- NAPP-ZINN K., 1961. Vernalisation und verwandte Erscheinungen-Encyclopedia of Plant Physiol., Springer Verlag, Berlin, 16, 24-75.
- PAULET P., 1965. Etude de la néoformation in vitro de bourgeons végétatifs et floraux. Rev. Gén. Bot., 72, 697-792.
- PICARD C., 1965. Contribution à la connaissance de la vernalisation, de ses particularités et de sa signification chez Oenothera biennis L. var. "sulfurea" de Vries. Thèse, Paris, 314 p.
- PIERIK R.L.M., 1967. Regeneration, vernalization and flowering in Lunaria annua L. in vivo and in vitro. Thèse, Wageningen, P.B., 71 p.
- PURVIS O.N., 1961. The physiological analysis of vernalization. Encyclopedia of Plant Physiol., Springer-Verlag, Berlin, 16, 76-122.
- PURVIS O.N. et GREGORY F.G., 1937. Studies in vernalization of cereals. I. A comparative study of vernalization of winter Rye by low temperature and short days. Ann. Bot., London, 1, 569-597.
- SCHUSTER J., 1910. Über die morphologie der Grasblüte. Flora (Jena), 100, 213-266.
- SHARMAN B.C., 1945. Leaf and bud initiation in the Gramineae. Bot. Gaz., 106, 269-289.
- SHARMAN B.C., 1947. The biology and developmental morphology of the shoot apex in the Gramineae. The New Phytol., 46, 20-34.
- SPRAGUE V.G., 1948. Relation of supplementary light and soil fertility to heading in the greenhouse of several perennial forage grasses. J. Amer. Soc. Agron., 40, 144-154.
- STEPANOV V.N., 1958. Les particularités du développement des plantes pérennes d'herbages (en russe). Izv. Timirjazevsh. S.H. Akad., 2, 7-20,

- réf. Herb. Abs. (1958), 28, 1554.
- STROUN M., 1956. Contribution à l'étude du développement des Céréales. Paris Edit. Lechevalier, 193 p.
- STROUN M., 1958. Rôle de la composition du spectre lumineux dans la ramification de l'épi des Céréales. Bull. Soc. Bot. Fr., 105, 1-9.
- TINCKER M.A.H., 1925. The effect of length of day upon the growth and reproduction of some economic plants. Ann. Bot., London, 39, 721-754.
- WAKKER J.H., 1891. Viviparie by Grasses. Ned. Kruid. Archief., 612.
- WELLENSIEK S.J., 1953. De physiologie der bloemvorming in Campanula medium. Proc. Koninkl. Ned. Akad. Wetenschap., 62, 115-118.
- WELLENSIEK S.J., 1960. Flower formation in Campanula medium. Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen, 60, 7, 1-18.
- WENT F.W., 1957. The experimental control of plant growth. Waltham, Mass. U.S.A., édit. Chronica Botanica Company, 343 p.
- WHYTE R.O., 1959. Les Graminées en agriculture. édit. en Fr. de l'O.N.U., Rome, 483 p.
- WILSON J.R., 1959. The influence of time of tiller origin and nitrogen level on the floral initiation and ear emergence of four pasture grasses. J. Agric. Res., New Zeal., 2, 915-932.
- WITHROW R.B. et BENEDICT H.M., 1939. Photoperiodic responses of certain green house annuals as influenced by intensity and wave length of artificial light used to lengthen the day light period. Plant Physiology, 11, 225-249.
- WYCHERLEY P.R., 1952. Temperature and photoperiod in relation to flowering in three perennial grass species. Meded. Landb. Hoogeschool, Wageningen, 52, 75-92.
- WYCHERLEY P.R., 1953. The distribution of viviparous grasses in Great Britain. J. Ecol., 41, 275-288.
- WYCHERLEY P.R., 1954. Vegetative proliferation of floral spikelets in British grasses. Ann. Bot., London, 18, 119-127.

YOUNGER V.B., 1960. Environmental control of initiation of the inflorescence reproductive structures and proliferations in Poa bulbosa. Amer. J. Bot., 47, 753-757.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

" Les chromosomes B ou chromosomes accessoires."

Vu et approuvé

Paris, le 15 Novembre 1968.

Le Doyen de la Faculté des Sciences
de Paris

Marc. ZAMANSKY

Vu
et permis d'imprimer

Le Recteur de l'Académie de Paris

Jean ROCHE

Service de Reprographie

C . N . R . S .

Gif

